

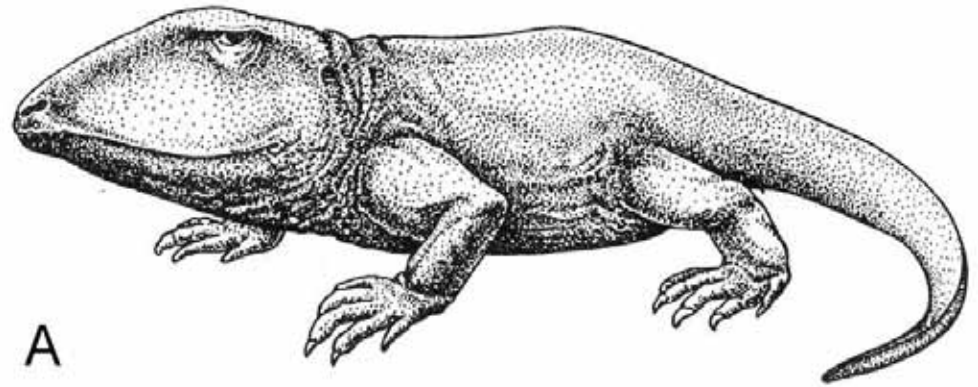
# Млекопитающие (Mammalia)



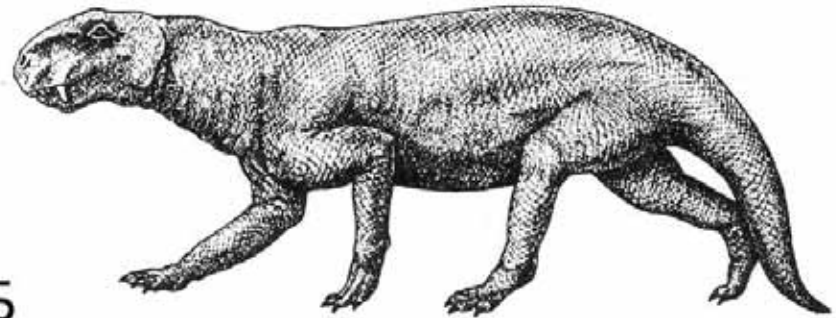
Млекопитающие – высший по уровню развития класс позвоночных животных, венчающий всю систему животного мира. Для Млекопитающих характерно мощное развитие *паллиума* как коры переднего мозга, обеспечившее сложные и совершенные формы приспособительного поведения и тонкое согласование работы разных органов и систем тела. Наконец, мыслительная способность Человека разумного, *Homo sapiens* вывела природу на принципиально новую ступень развития, на ступень самопознания.

# Происхождение Млекопитающих

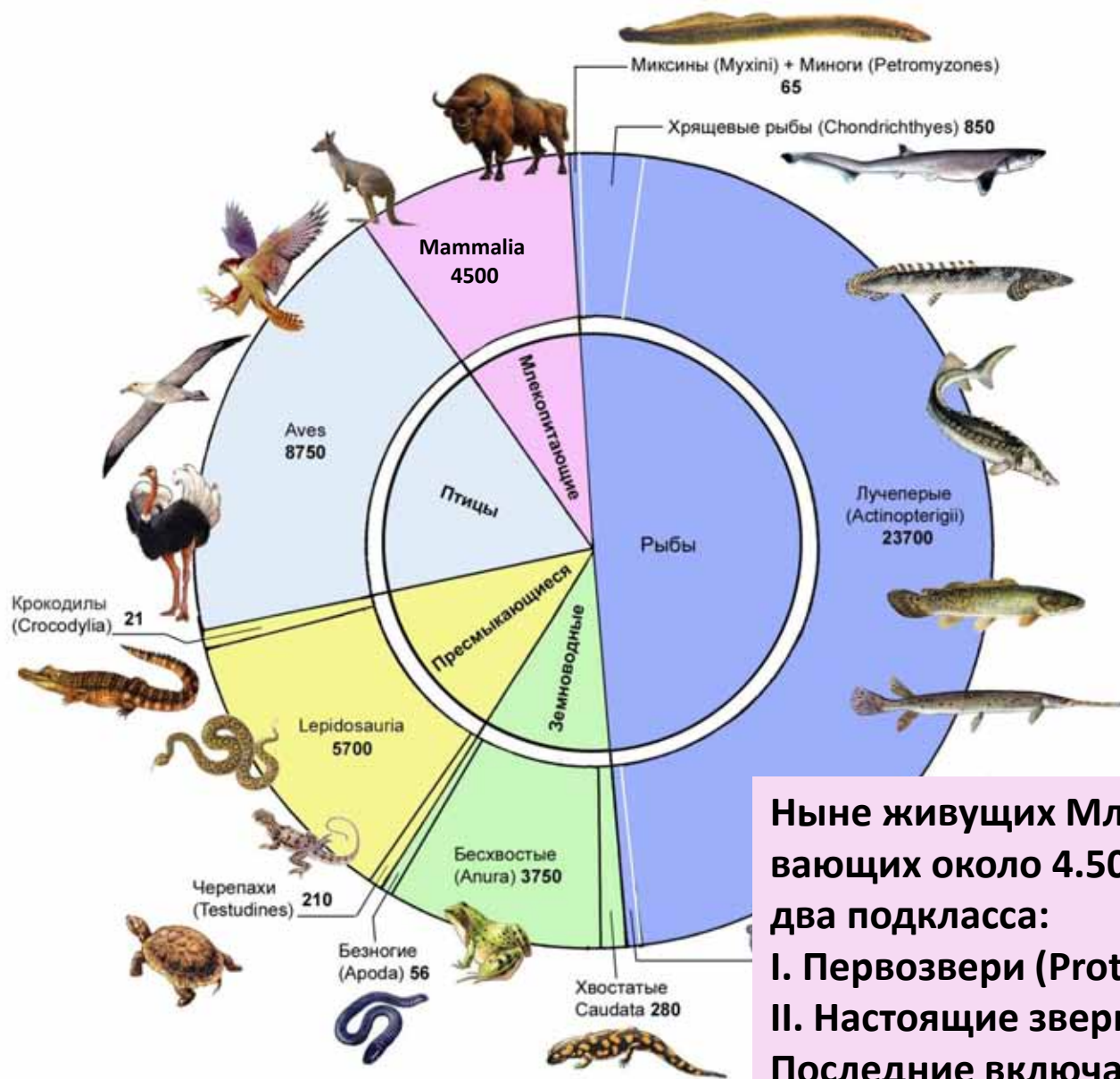
Млекопитающие произошли от Пресмыкающихся, однако, как показывают палеонтологические данные, линия, ведущая к Млекопитающим – подкласс Synapsida – дивергировала от родословного древа Рептилий у самого его основания. Поэтому родственные связи между Млекопитающими и современными отрядами Рептилий не всегда очевидны. Реконструированные изображения двух синапсидных рептилий. **А.** Примитивный пеликозавр *Ophiacodon* из нижней перми и **Б.** *Lusaeonops* из терапсид (верхняя пермь).



А



Б



**Ныне живущих Млекопитающих, насчитывающих около 4.500 видов, подразделяют на два подкласса:**

- I. Первозвери (Prototheria) и**
- II. Настоящие звери (Theria).**

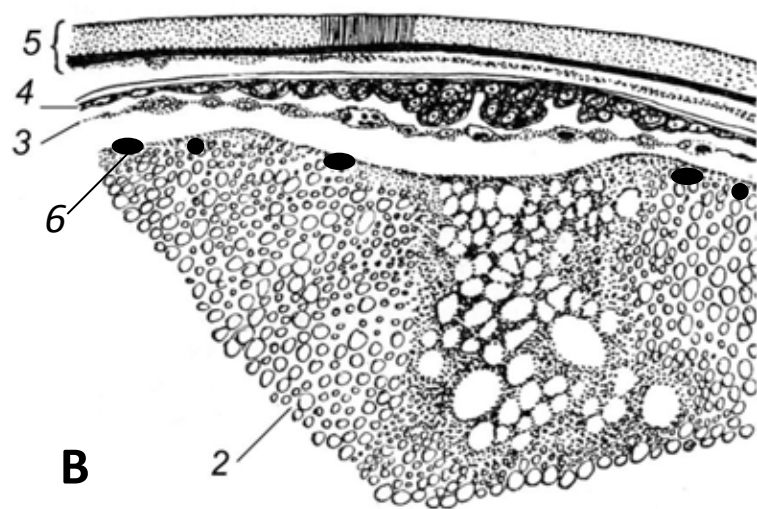
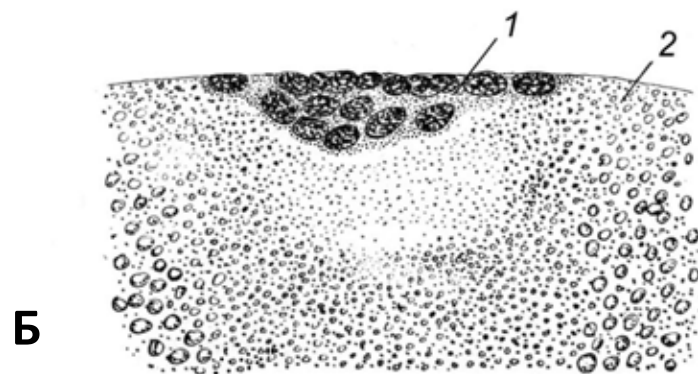
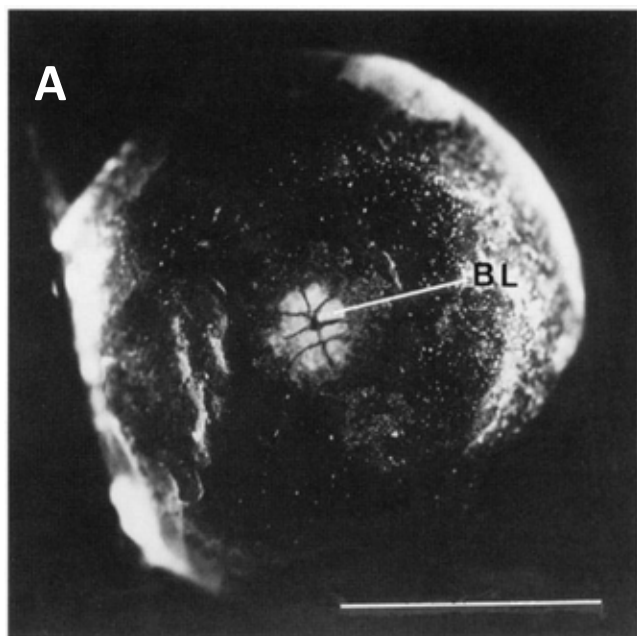
**Последние включают два инфракласса: Низшие звери (Metatheria) и Высшие звери (Eutheria)**



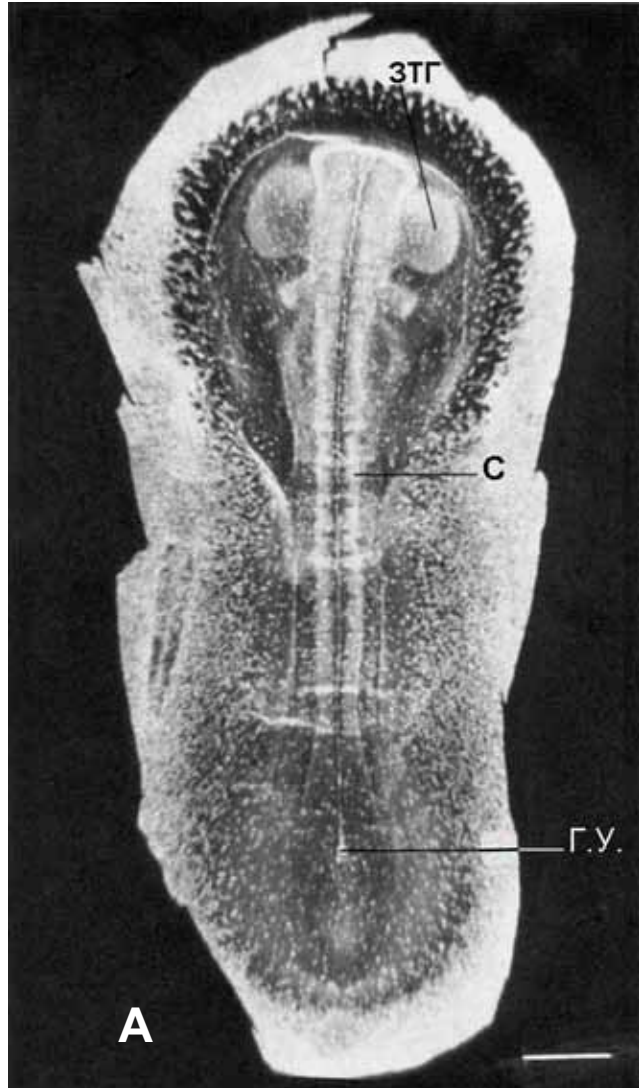


## Ранние стадии развития утконоса, *Ornithorhynchus anatinus*

**А.** Бластодиск на стадии 8 бластомеров; **Б.** Срез бластодиска на более поздней стадии; **В.** Дискобластула.



## Зародыши утконоса (А) и курицы (Б) на стадии около 20 пар сомитов



На данной стадии зародыш утконоса завершает период развития в утробе матери. Вскоре яйцо переместится в клоаку и будет отложено. Самка насиживает 1 или 2 отложенных яйца в течение 7-10 дней. Вылупившиеся детеныши утконоса питаются молоком, которое слизывают с волосяного покрова на животе матери.

С – сомиты; ЗТГ – зачаток ганглия тройничного нерва; Г.У. – гензеновский узелок.

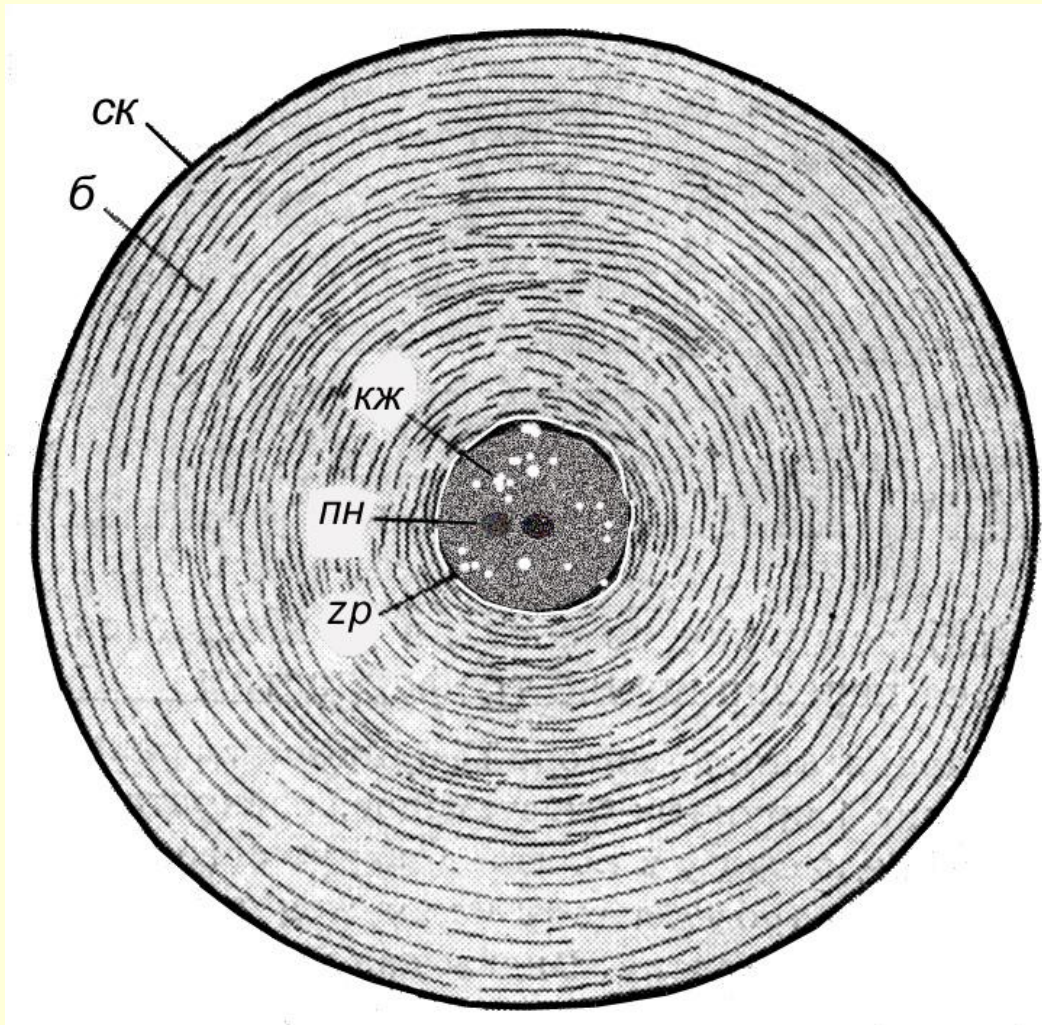




**Австралийская ехидна, *Tachyglossus aculeatus*** откладывает яйца в специальную сумку, образуемую между задними конечностями к сезону размножения. В этой сумке происходит «высиживание» яйца и вылупление из него детеныша. В эту же сумку открываются молочные железы.



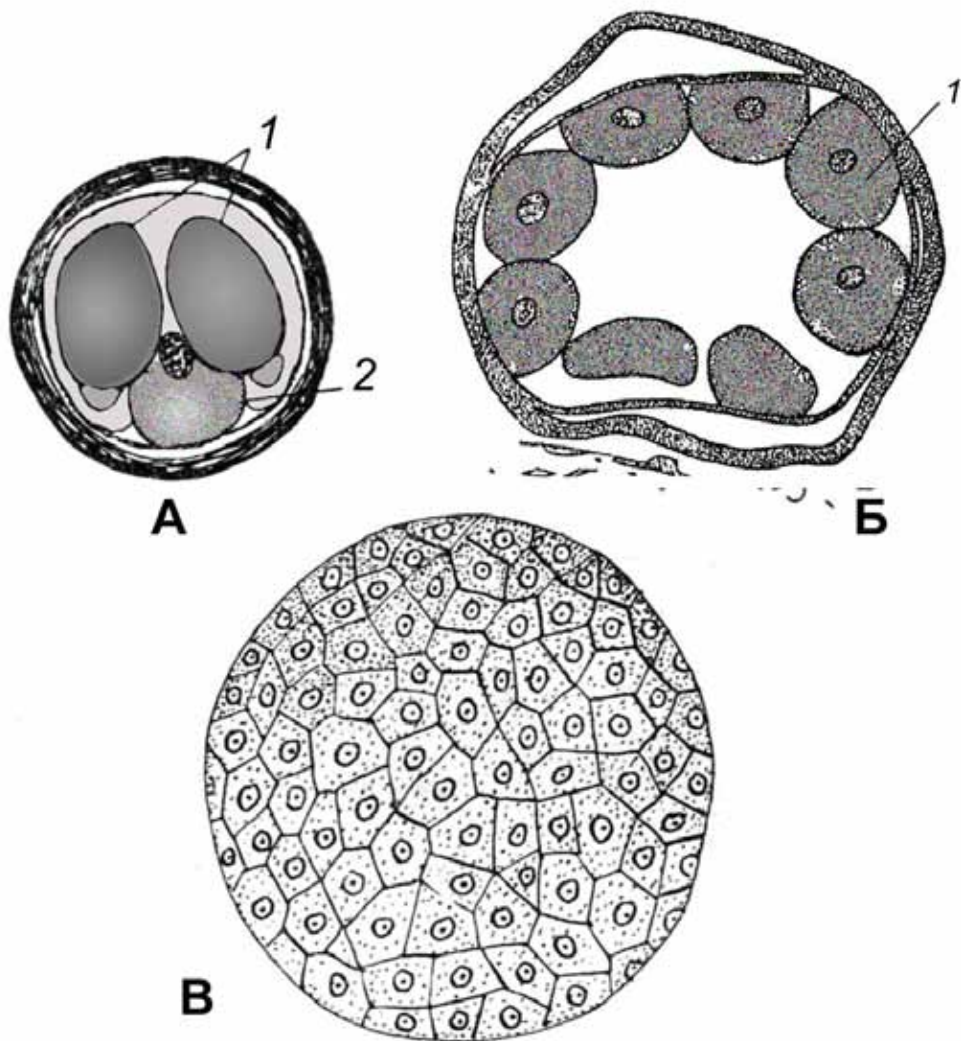
# Раннее развитие Сумчатых (Marsupialia)



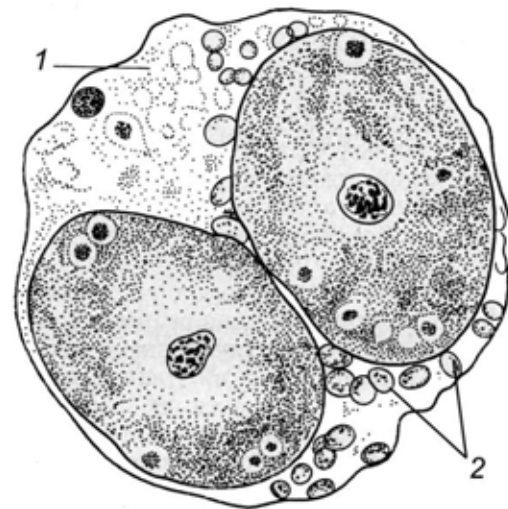
Яйцо виргинского опоссума, *Didelphis marsupialis* около 130 мкм в диаметре содержит немного желтка, который относительно равномерно распределен в центральной, т.н. *яйцевой плазме*. Здесь же рассеяны небольшие жировые капли (кж); ядро (пн) занимает центральное положение. Снаружи яйцевая плазма окружена тонкой прозрачной оболочкой, *zona pellucida* (зр), довольно толстым слоем белка (б) и тонкой яйцевой скорлупой (ск).



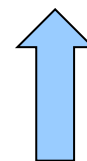
# Голобластическое дробление яйца Сумчатых



Полное дробление у кволла, *Dasyurus viverrinus*. А. Уже в начале дробления наблюдается явление дейтоплазмолиза. 2 – желток, выделившийся из бластомеров (1). Б. Стадия около 20 клеток, окружающих разжиженный желток. В. Бластодермический пузырьрек (бластоциста).

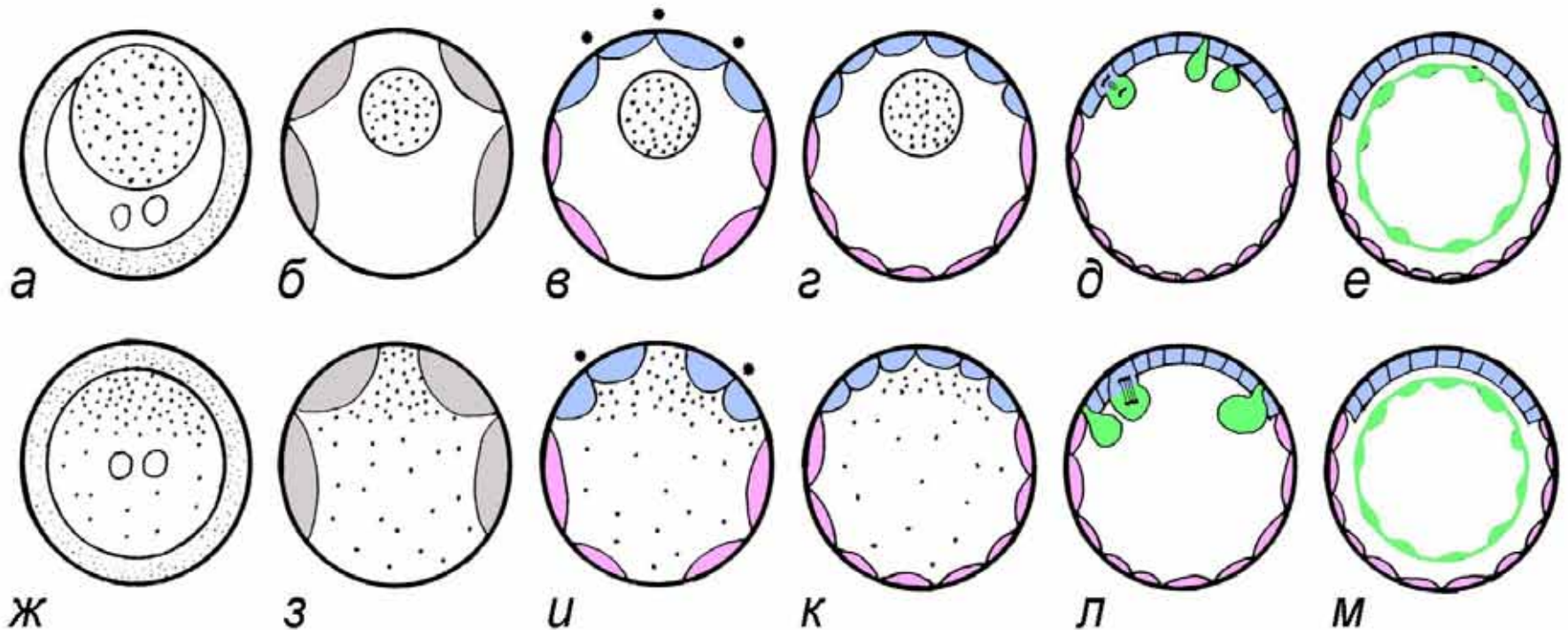


Дейтоплазмолиз в дробящемся яйце виргинского опоссума.





# Ранняя сегрегация клеточных линий в ходе развития бластоцисты *Dasyuridae*



(а-е) развитие отчетливо поляризованной зиготы; (ж-м) развитие слабо поляризованной зиготы. В обоих случаях голобластическое дробление приводит к образованию однослойной бластоцисты с трофобластом (розовый) и эмбриобластом (синий) из состава которого выселяются клетки гипобласта (зеленый). Крупными точками обозначен желток, мелкими точками – внеклеточный матрикс (по L. Selwood, 1994)

# РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (EUTHERIA)



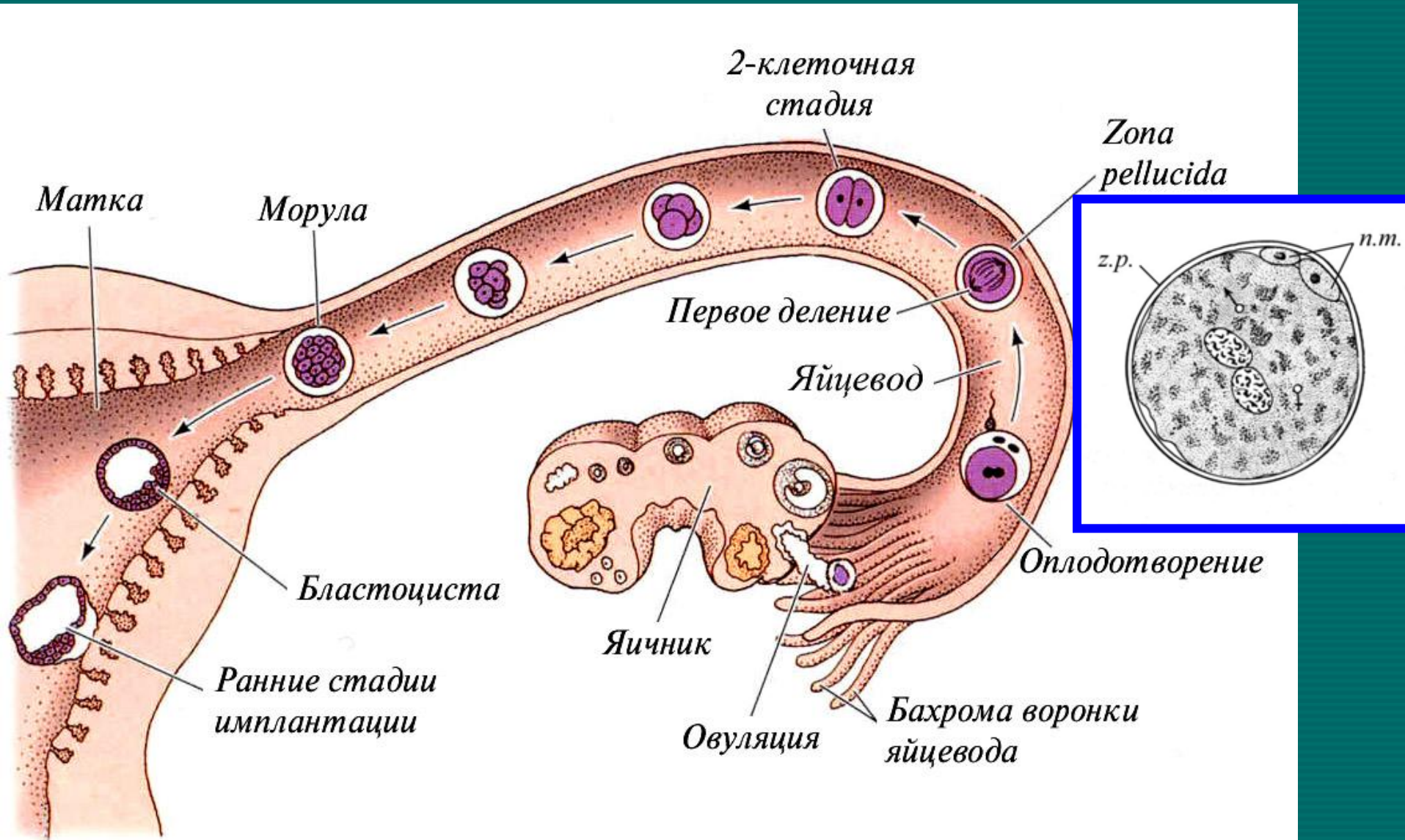
# Таблица стадий нормального развития человека

Период развития	Сроки от оплодотворения (д)**	«Возраст» беременности (д)*	Длина в мм	Внешние признаки	Стадии (по Карнеги)
Бластогенез первые 2 недели 14-28 дни	0-14	0-28	0,0-0,4	От одной клетки до двуслойной пластинки	1-6b
	15-28	29-35	0,4-4,6	Трехслойный зародыш с открытой нейральным желобком	7-10
Органогенез Вторые 4 недели 32-56 дни	22-35	36-49	4,6- 8,0	От замкнутой нейральной трубки до почек конечностей	11-13
	36-60	50-75	8,0- 30,0	От роста конечностей до слившихся век	14-22
Плод	61-266	75-280	35-350	Созревание плода	

\*\* Эмбриональное развитие датируется по моменту оплодотворения  
\* Пренатальная оценка роста произведена с помощью УЗИ и датируется по дню последней менструации («Возраст беременности»)

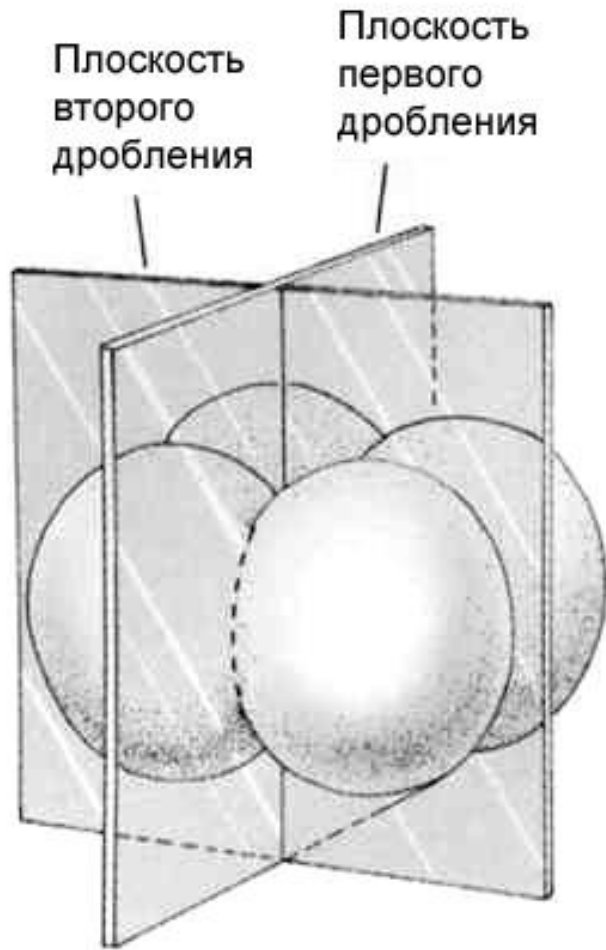
\*«Возраст беременности» в период внутриутробного развития обычно отсчитывают от первого дня последней менструации; это в среднем на две недели раньше действительного оплодотворения, но зато это единственный надежный ориентир

# Последовательность и локализация событий раннего развития человека (от оплодотворения до имплантации)

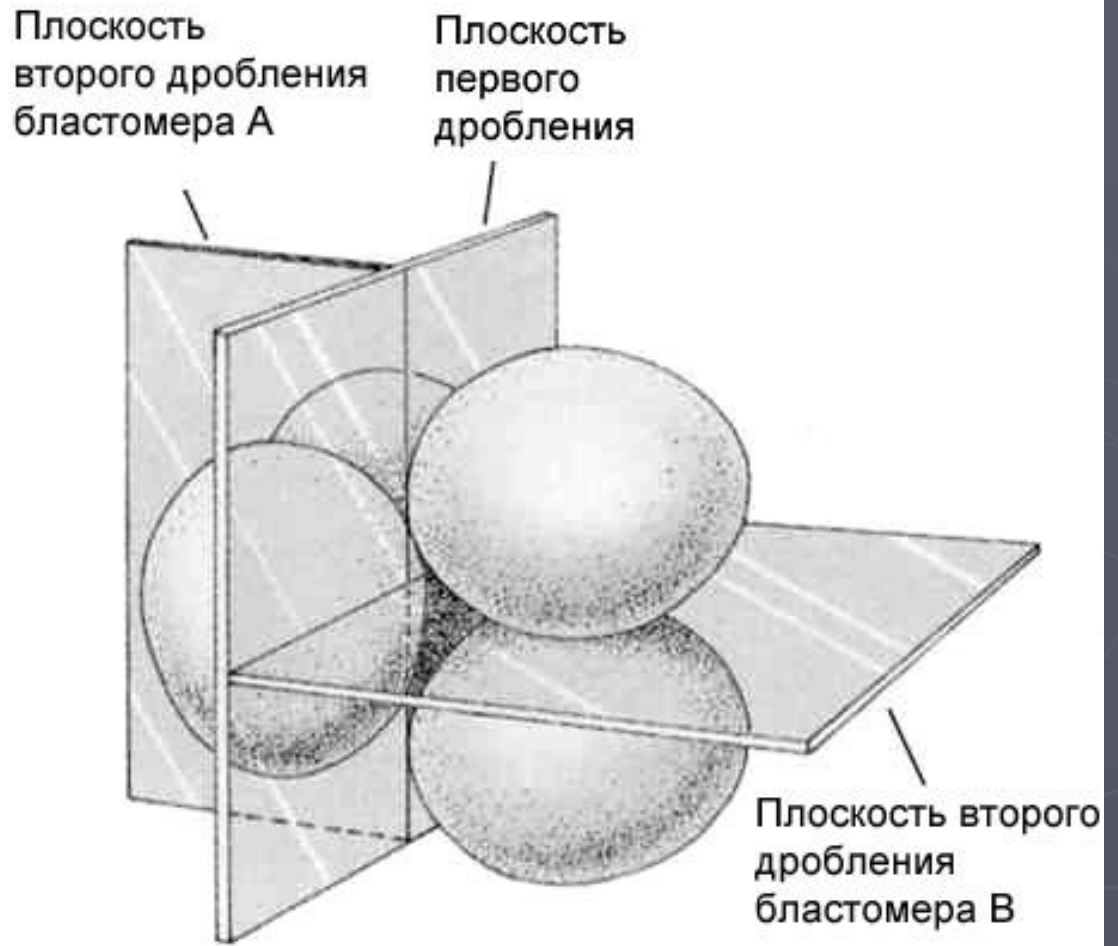




# Ротационное дробление

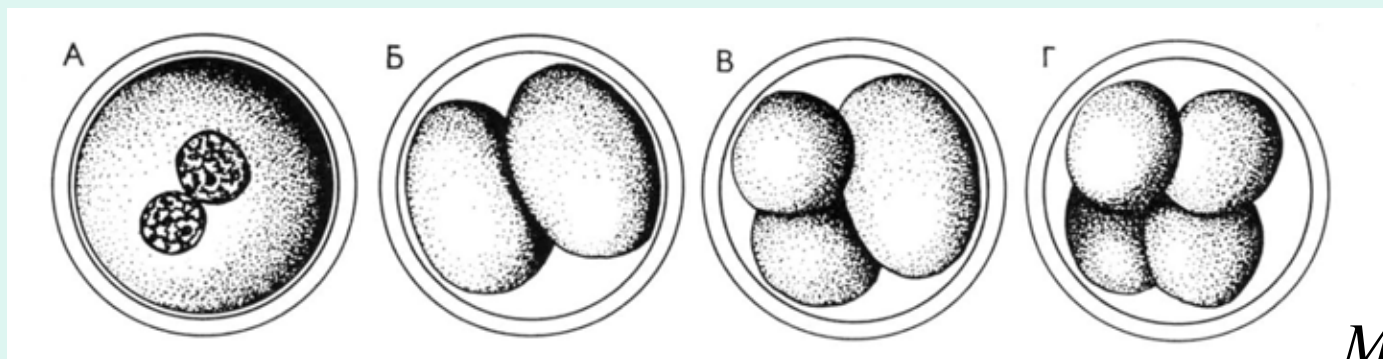


Ланцетник

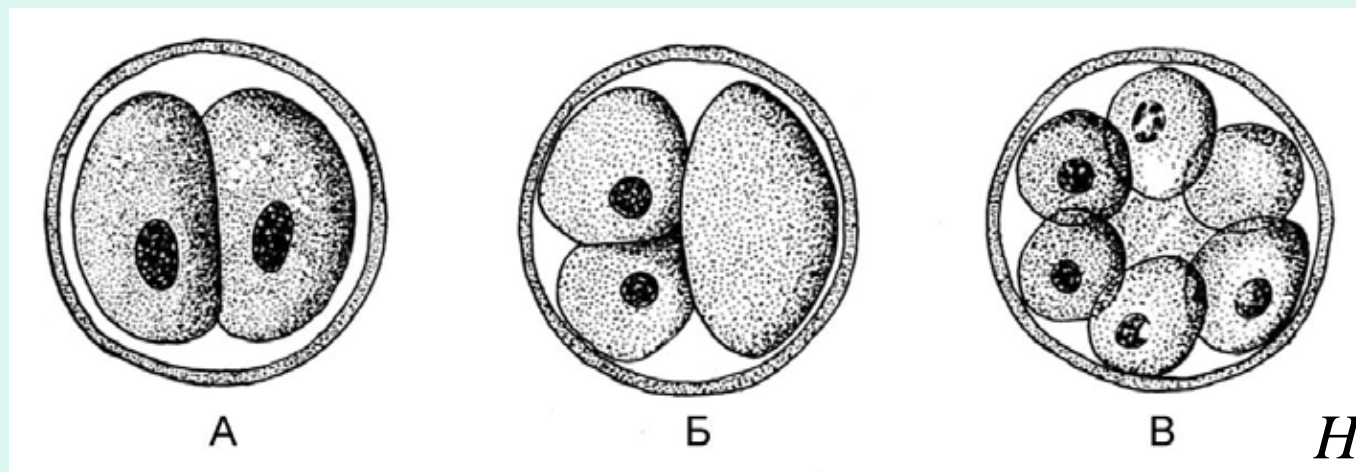


Кролик

# Первые циклы дробления у приматов и человека



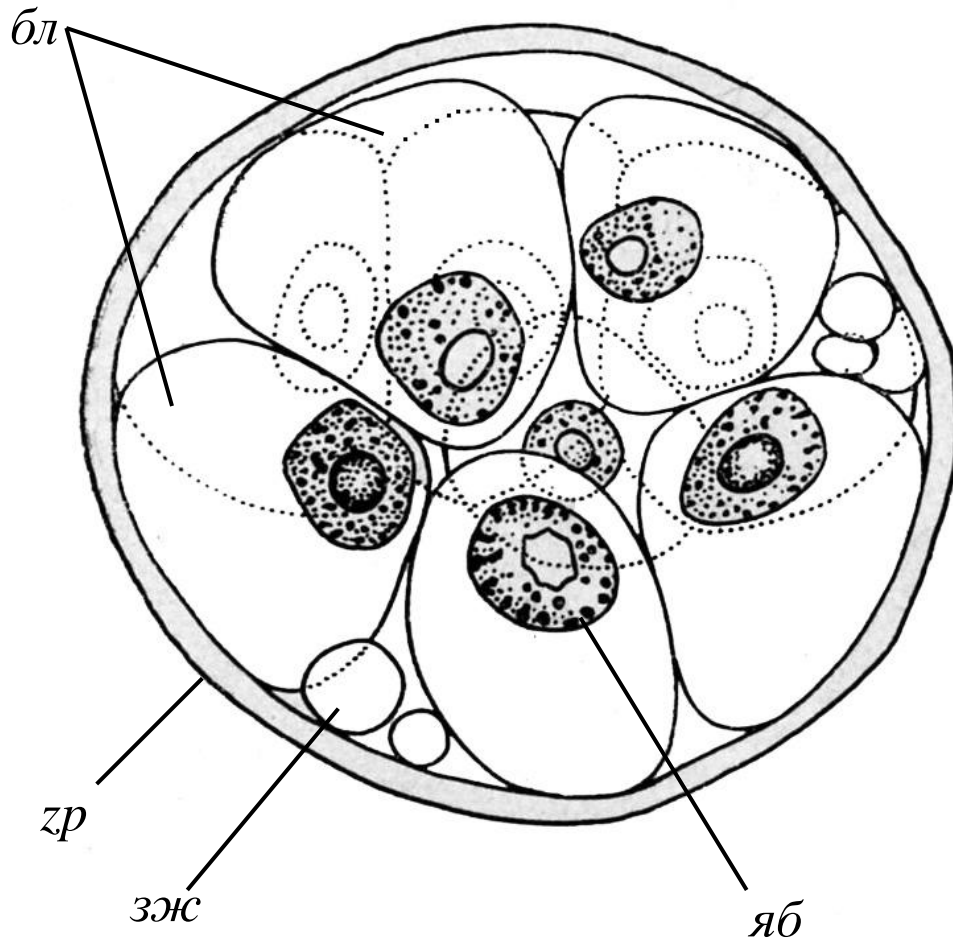
*Macacus rhesus*



*Homo sapiens*



# Дейтоплазмолиз у высших млекопитающих

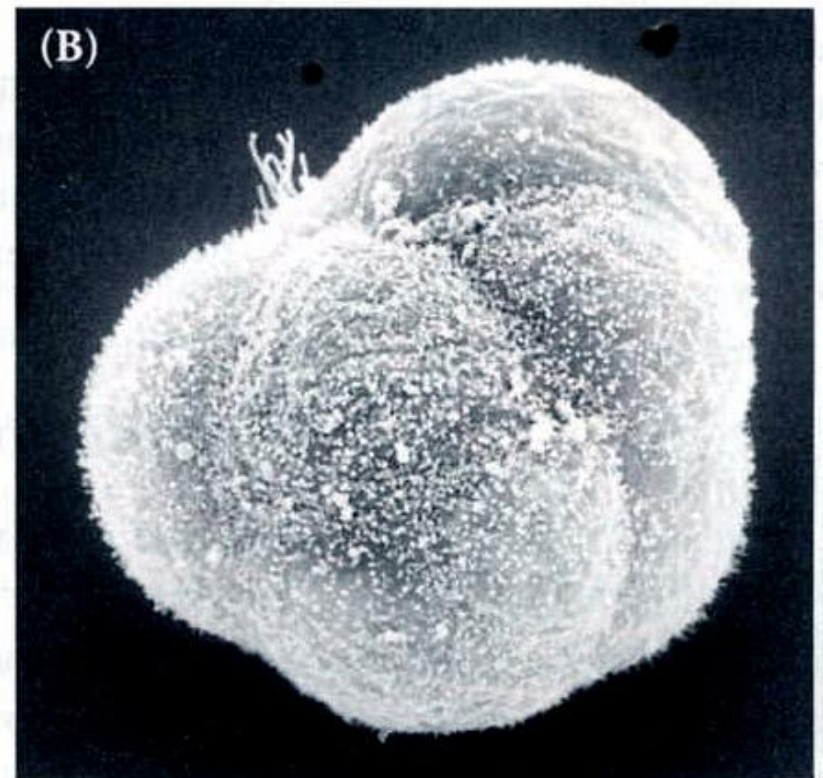
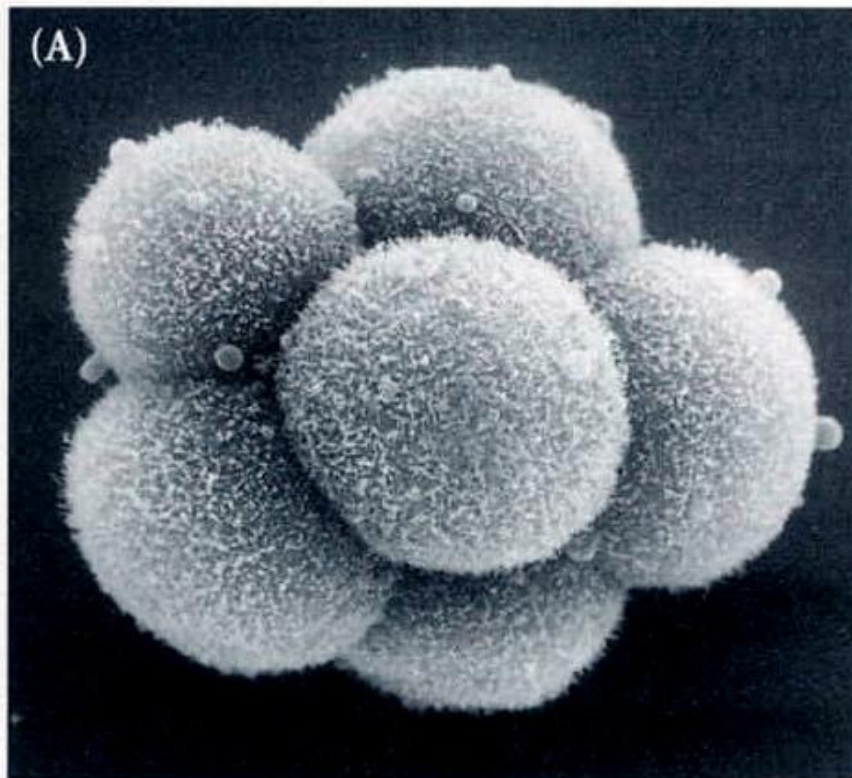


Выделение зерен желтка из бластомеров дробящегося яйца крысы. Зародыш состоит из девяти бластомеров (бл) – результат асинхронного дробления. Желточные зерна (зж) располагаются между *zona pellucida* (зр) и бластомерами (Sembrat, 1955).

# Продолжительность и структура митотических циклов в период дробления у мыши

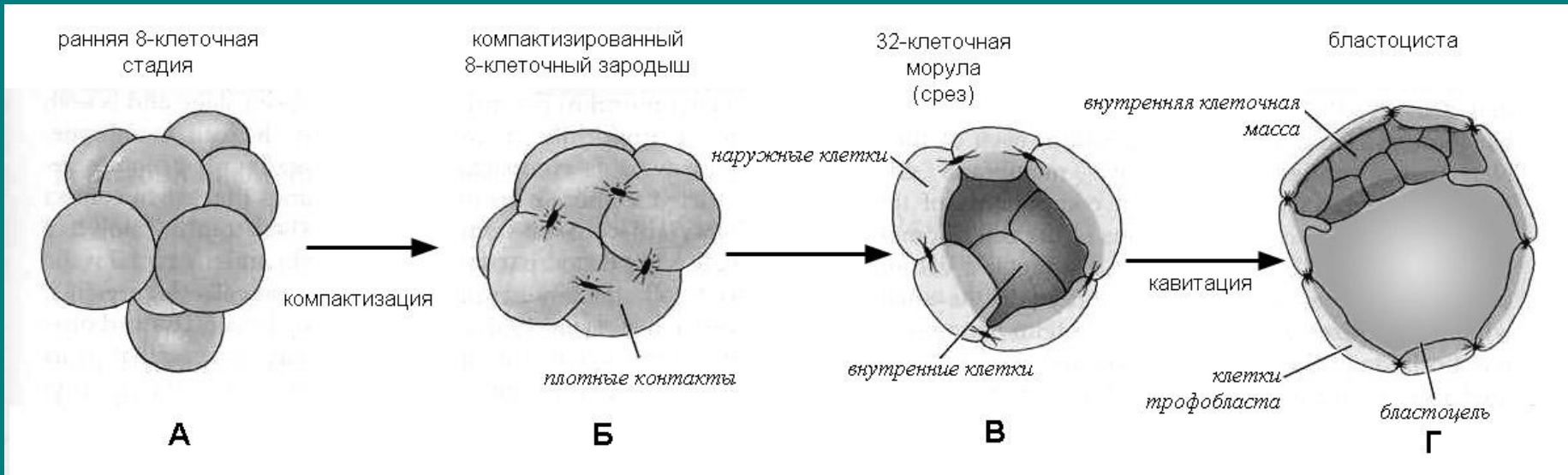
циклы	$T_c$	$G_1$	S	$G_2$	M	$G_2 + M$
I	18,0	8,0	5,0			5,0
II	19,3	1,3 6,7	7,2 37,3	8,9 46,1	2,4 12,4	
III	10,4	1,3 12,5	6,5 62,5	1,2 11,5	1,2 11,5	
IV	10,7	2,1 19,6	6,3 59,0	3,0 28,0	?	2,5
V	10,8	2,1 19,4	5,1 47,0	1,8 16,7	0,6 5,5	
VI	6,0					

# Компактизация на стадии восьми бластомеров



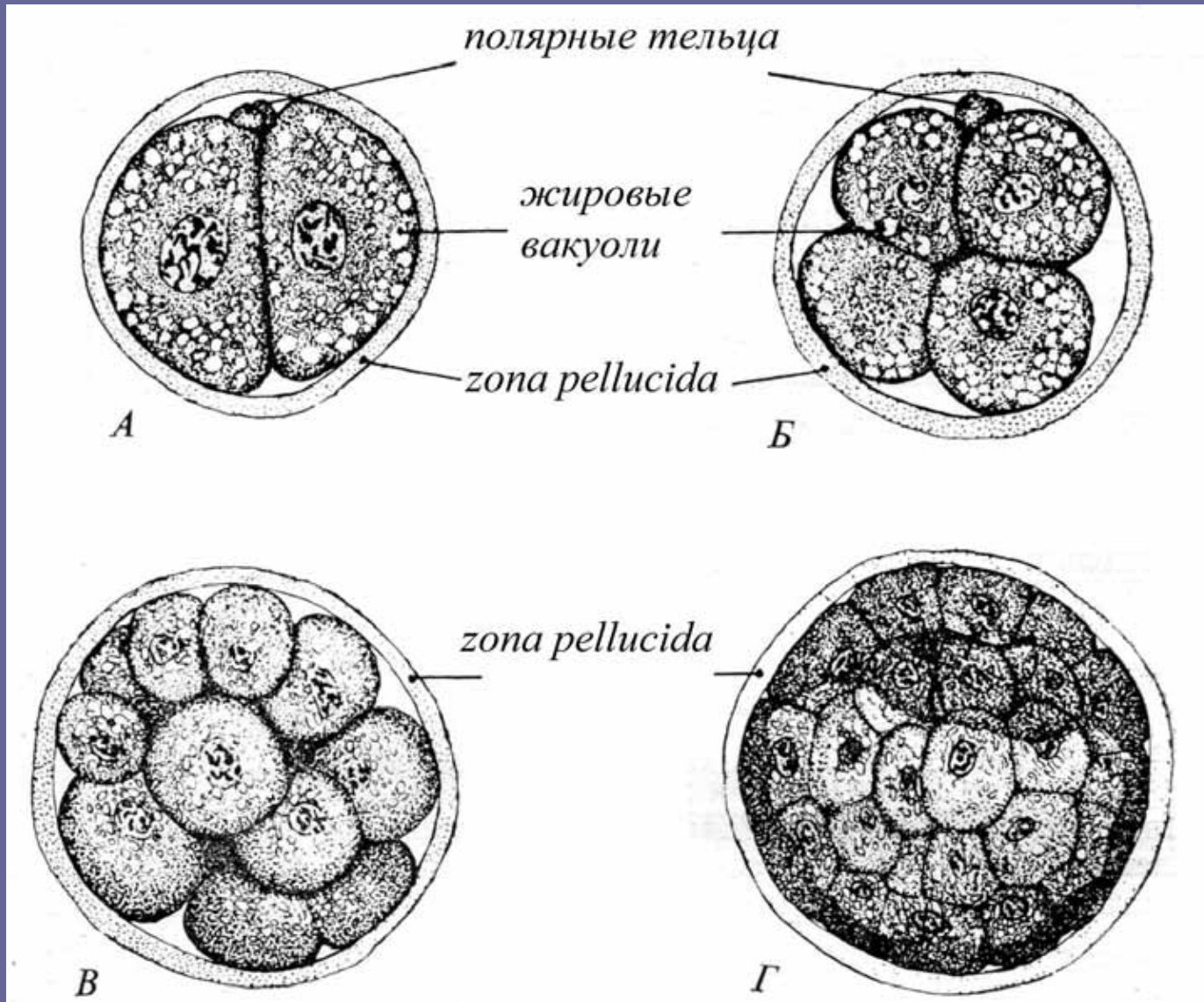


# Компактизация и кавитация



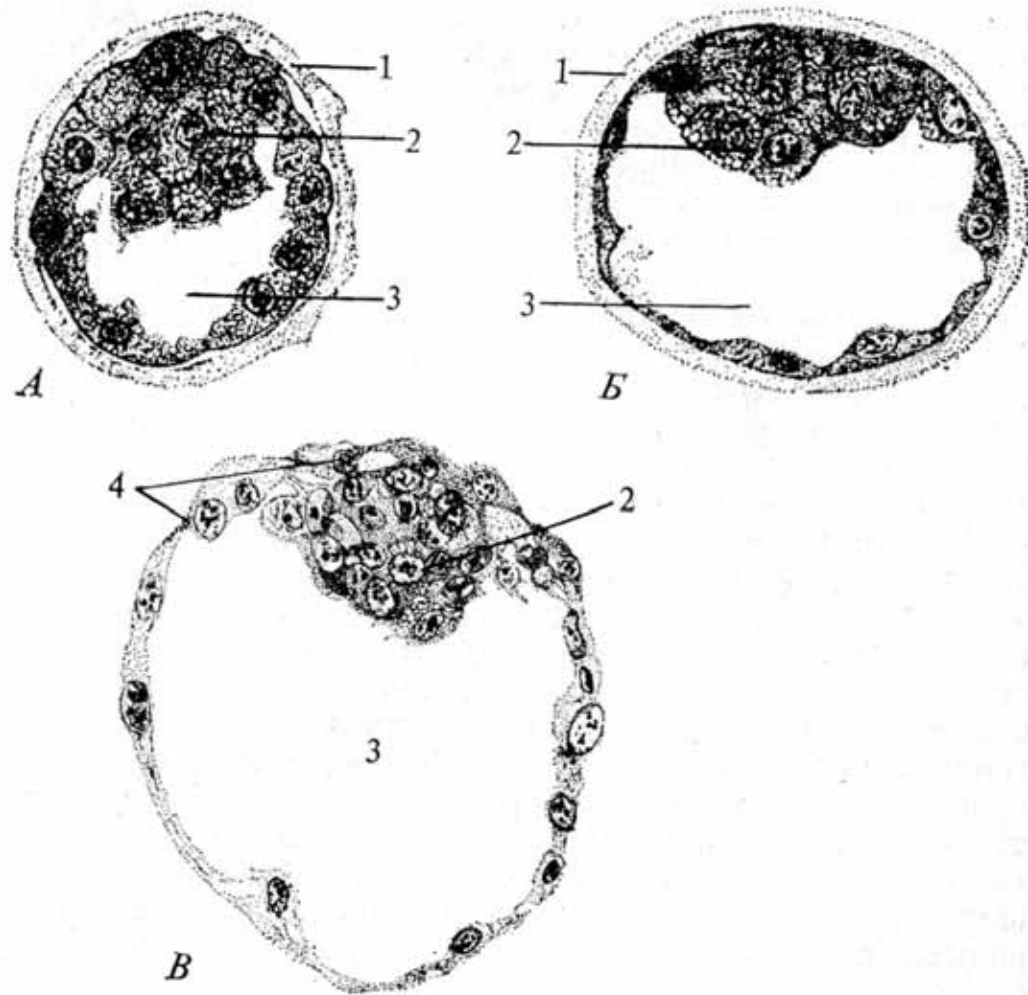
- Компактизация связана с поляризацией клеток и появлением избирательной коммуникабельности между ними.
- Кавитация вызывается активной секрецией жидкости во внутреннее пространство между клетками.

# Дробление, морула и начало образования бластоцисты у зародыша свиньи



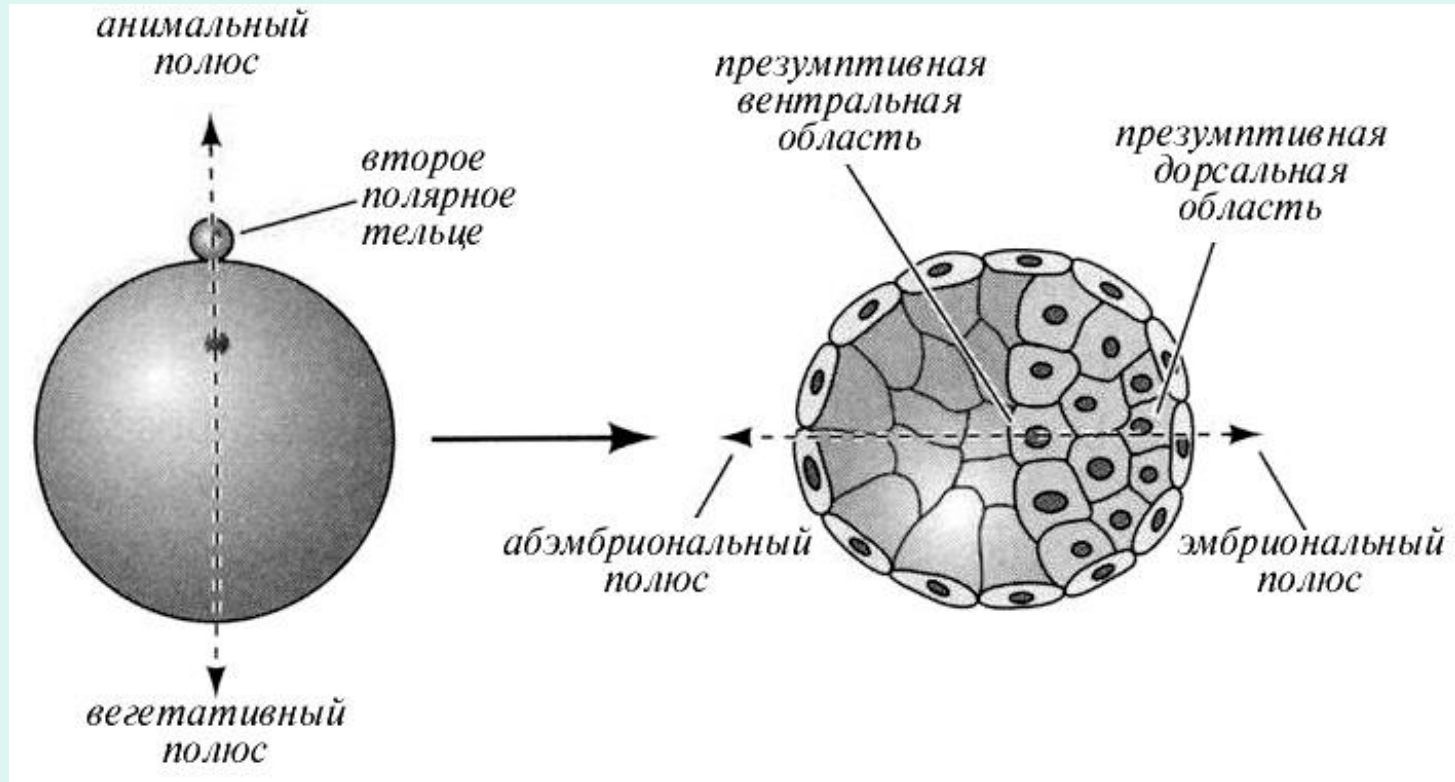
# Поляризация клеток и образование бластоцисты в развитии свиньи

- После 16-клеточной стадии в *концептусе* начинается уплощение клеток наружного слоя, кавитация и сегрегация двух клеточных линий: **трофобласта** (4) и **эмбриобласта (ВКМ)** (2). В результате образуется пузырек – **бластоциста** с полостью внутри (3)



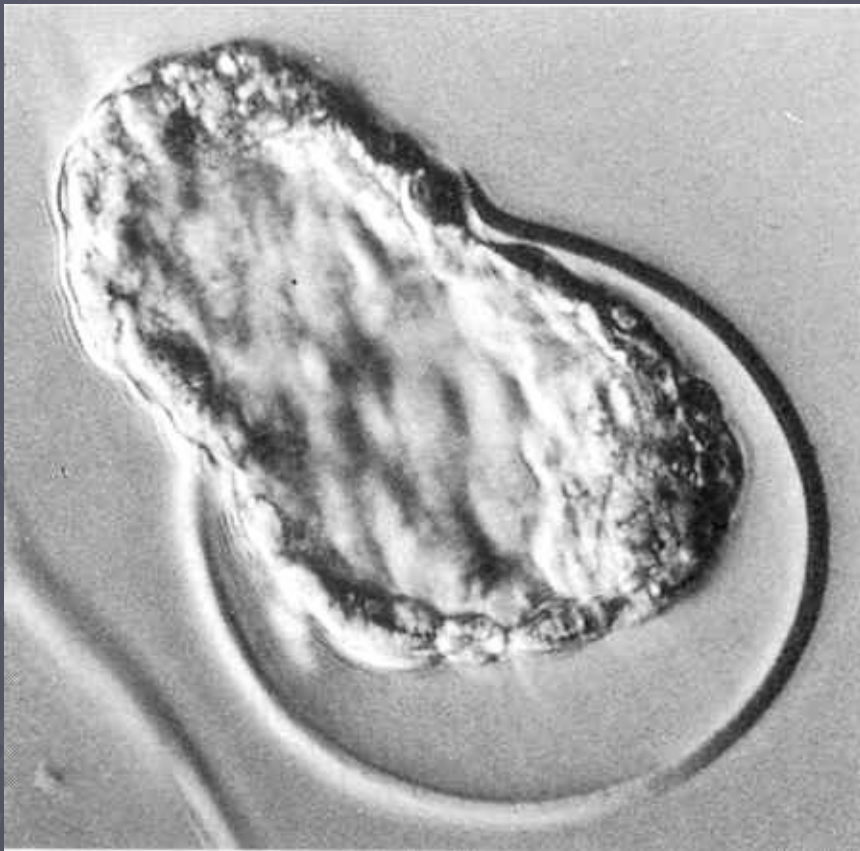


# Аксиальность концептуса мыши



- В бластоцисте Млекопитающих дорсо-вентральная ось, совпадающая с эмбрионально-абэмбриональной осью, оказывается строго перпендикулярной анимальновегетативной оси яйца.

# Zona pellucida препятствует несвоевременной имплантации



- ▶ Переместившись в полость матки, бластоциста выводится из zona pellucida путём лизирования в ней небольшого отверстия, через которое она выдавливается при увеличении своего объёма.

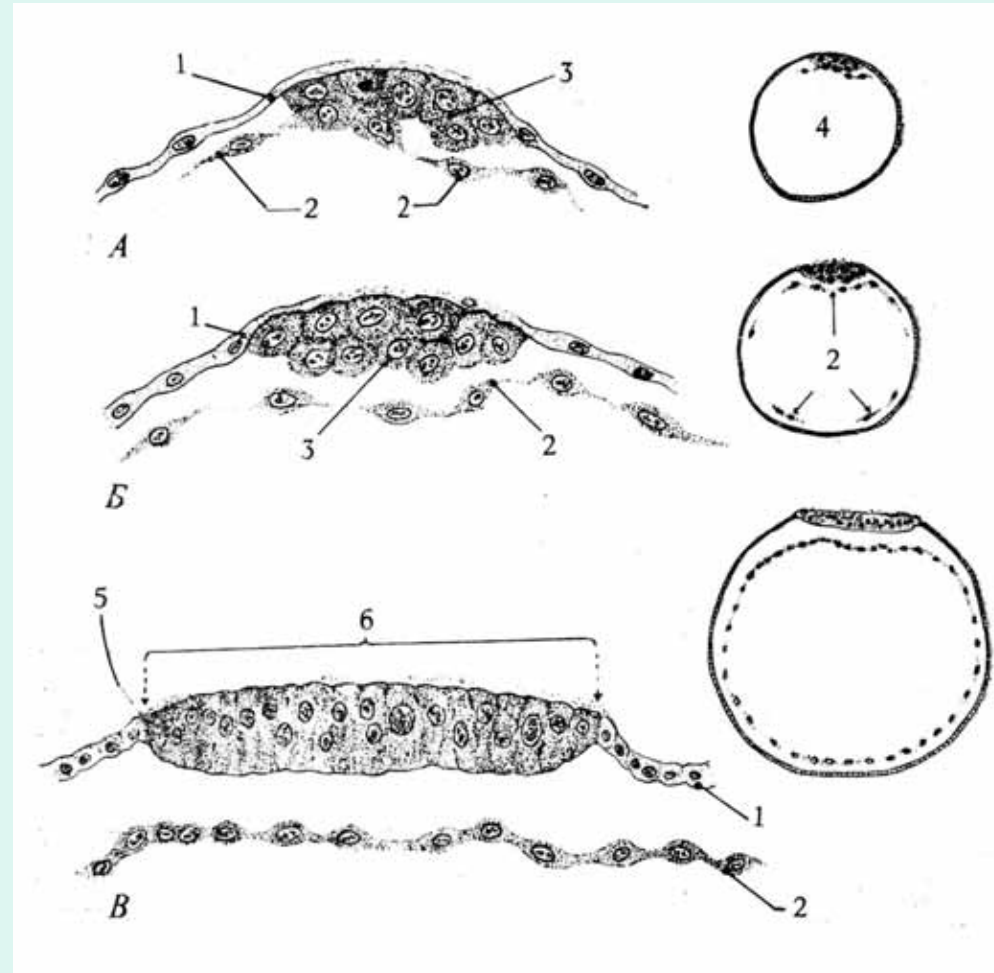
# Бластула и гастрюляция у Млекопитающих

- Хотя зародыш Млекопитающих почти лишён желтка, но происходящие в нём морфогенетические процессы сходны с аналогичными событиями в развитии Птиц. Эмбриобласт зародышей Млекопитающих может быть сравним с дробящимся бластодиском Птиц



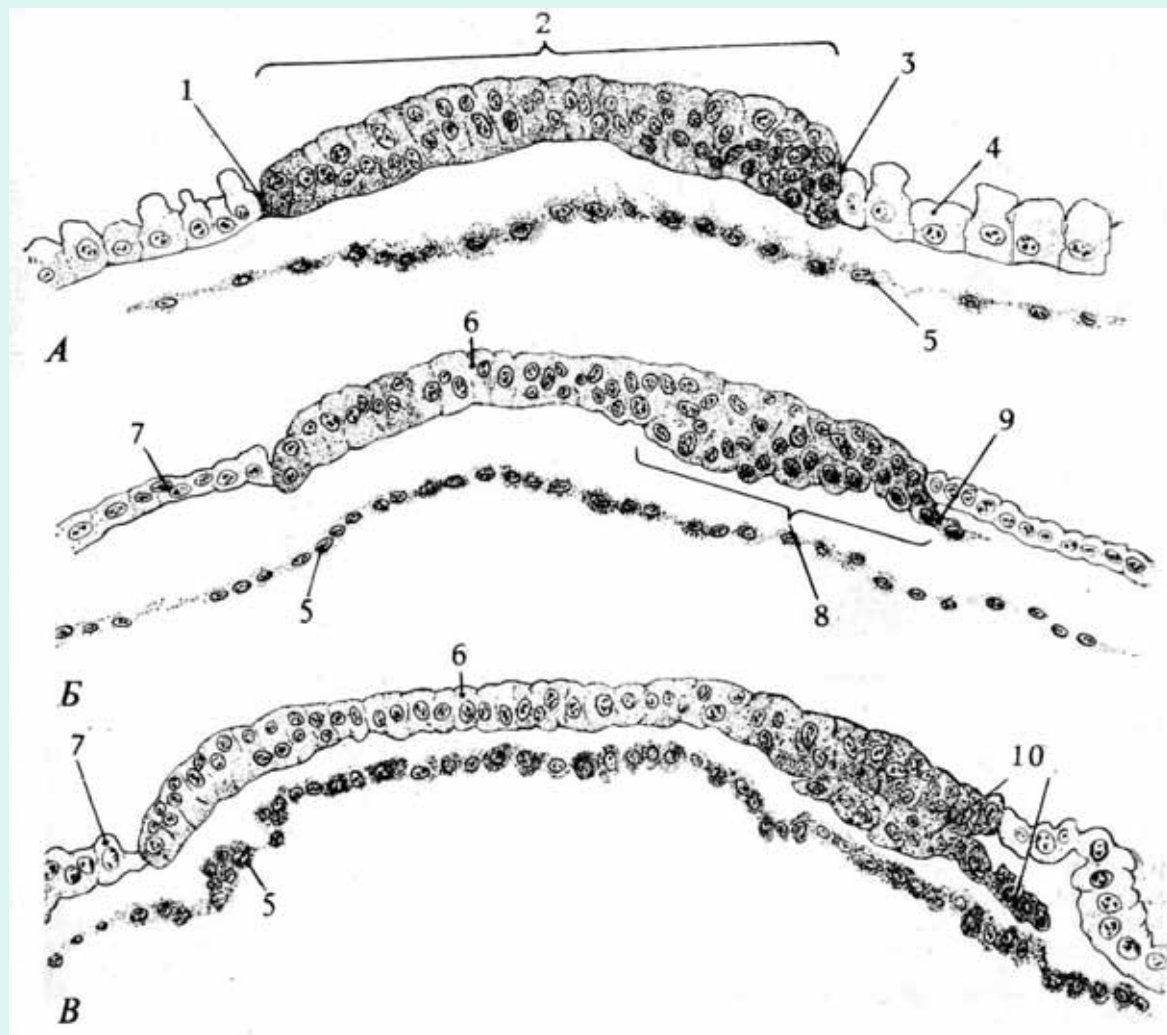
# Сегрегация гипобласта. Что считать бластулой у Млекопитающих

- С определённого момента из эмбриобласта начинают выселяться в полость бластоцисты клетки, которые распространяются по поверхности трофобласта в направлении абэмбрионального полюса. Эту генерацию клеток теперь называют **гипобластом (2)**. Оставшаяся часть ВКМ называется **эпибластом (3)**. Полость между эпибластом и гипобластом вполне может быть сопоставима с бластоцелем у эмбрионов анималий, а весь зародыш на этой стадии с бластулой.



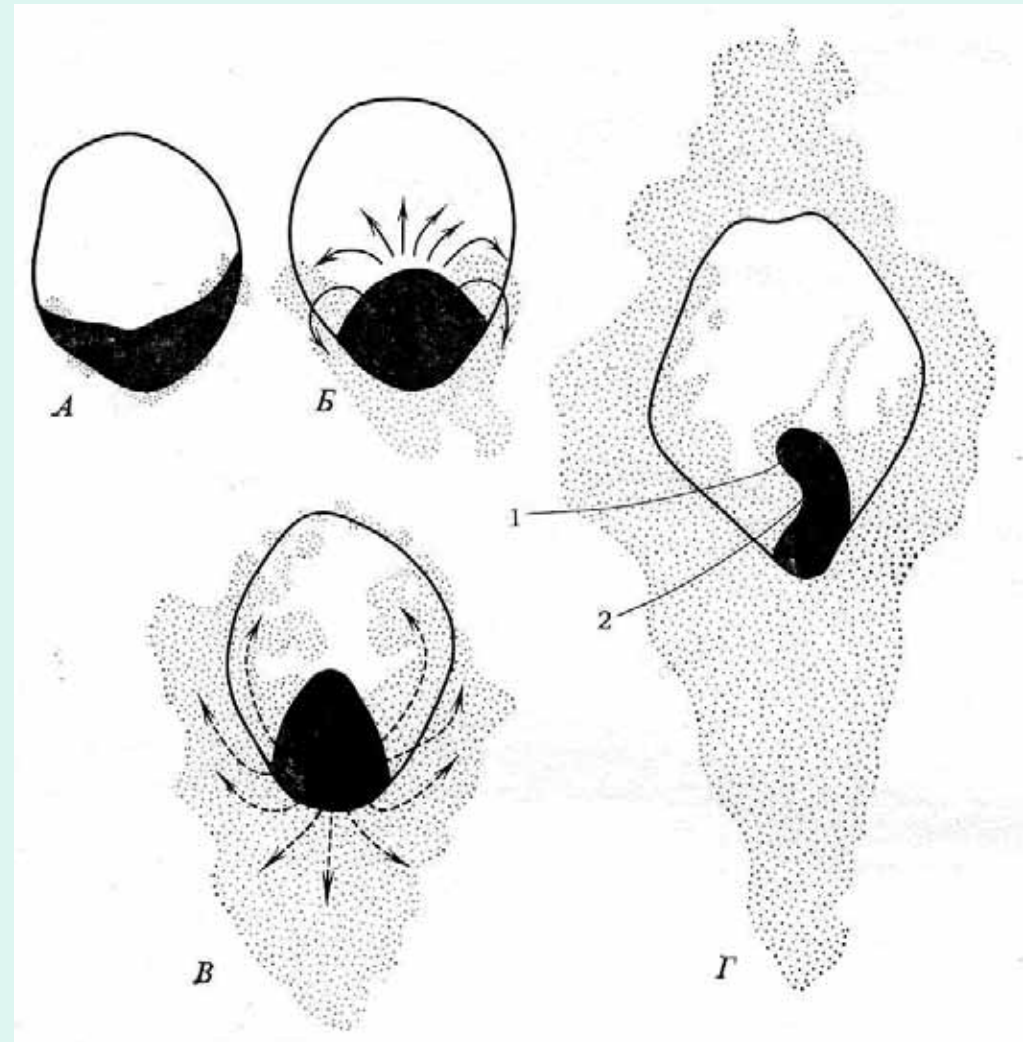
# Образование первичной полоски

- I этап.
- Превращение зародышевого узелка (эпибласт + гипобласт) в плоский «зародышевый диск» или «зародышевый щиток» происходит по-разному у разных видов. На рисунке показан этот процесс у эмбрионов свиньи



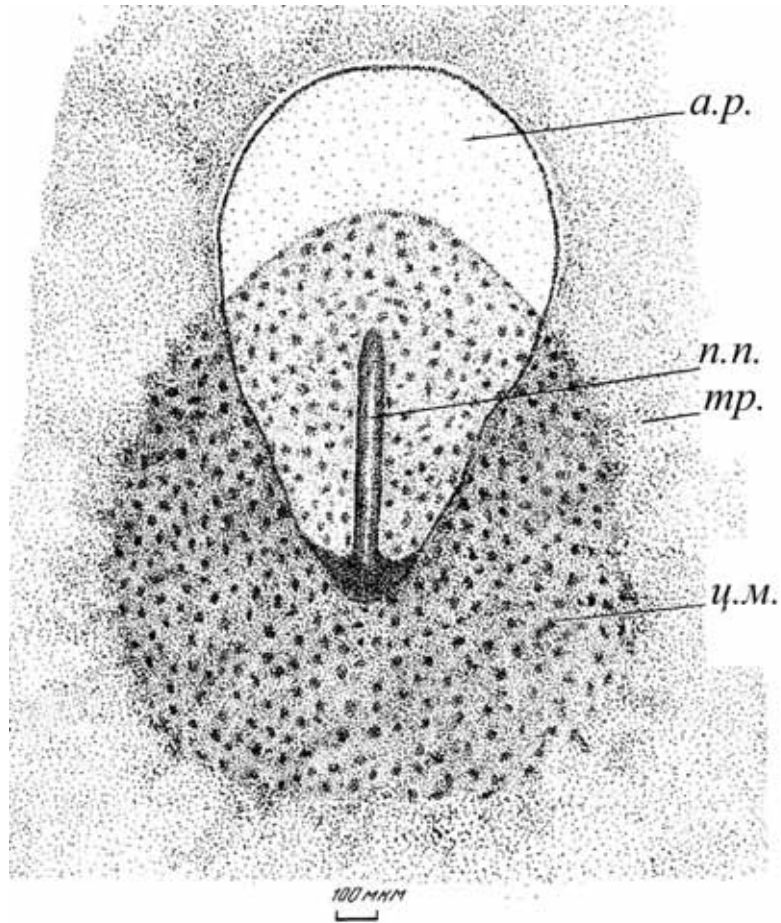
# Схема трансформации зародышевого щитка в первичную полосу у свиньи

- На схеме сплошными стрелками показаны движения клеток, приводящие к образованию полосы. Пунктирные стрелки показывают движение выселяющихся клеток *внезародышевой мезодермы*; мелкие точки – клетки мезодермы.

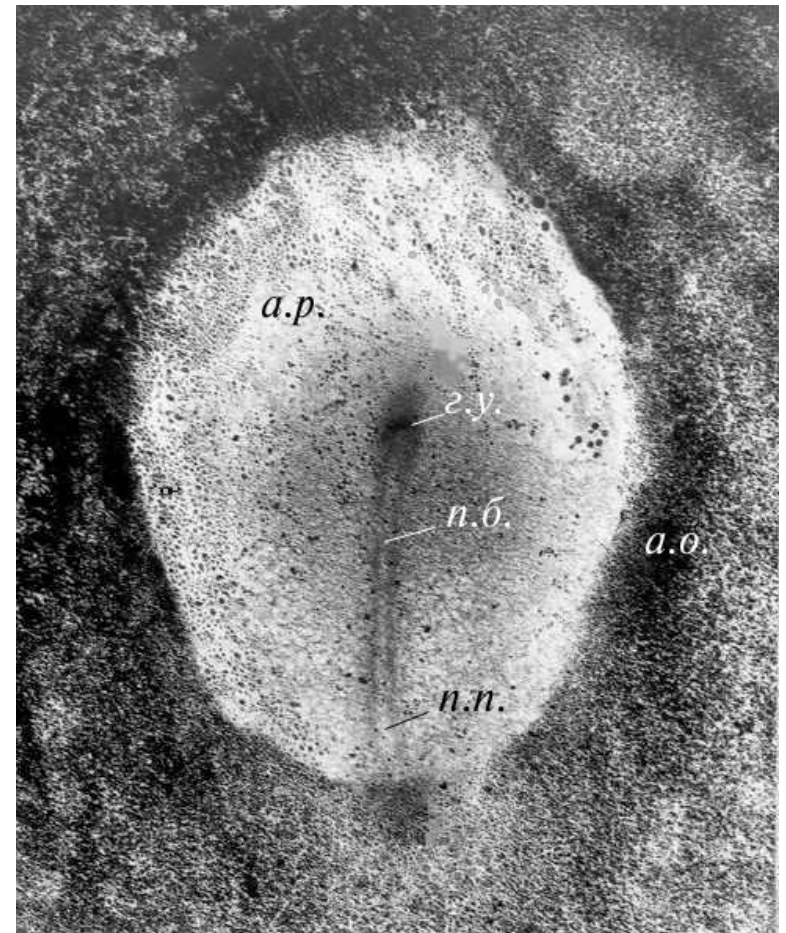




Внешний вид зародыша на стадии первичной полоски  
(А – кролик, Б – курица)



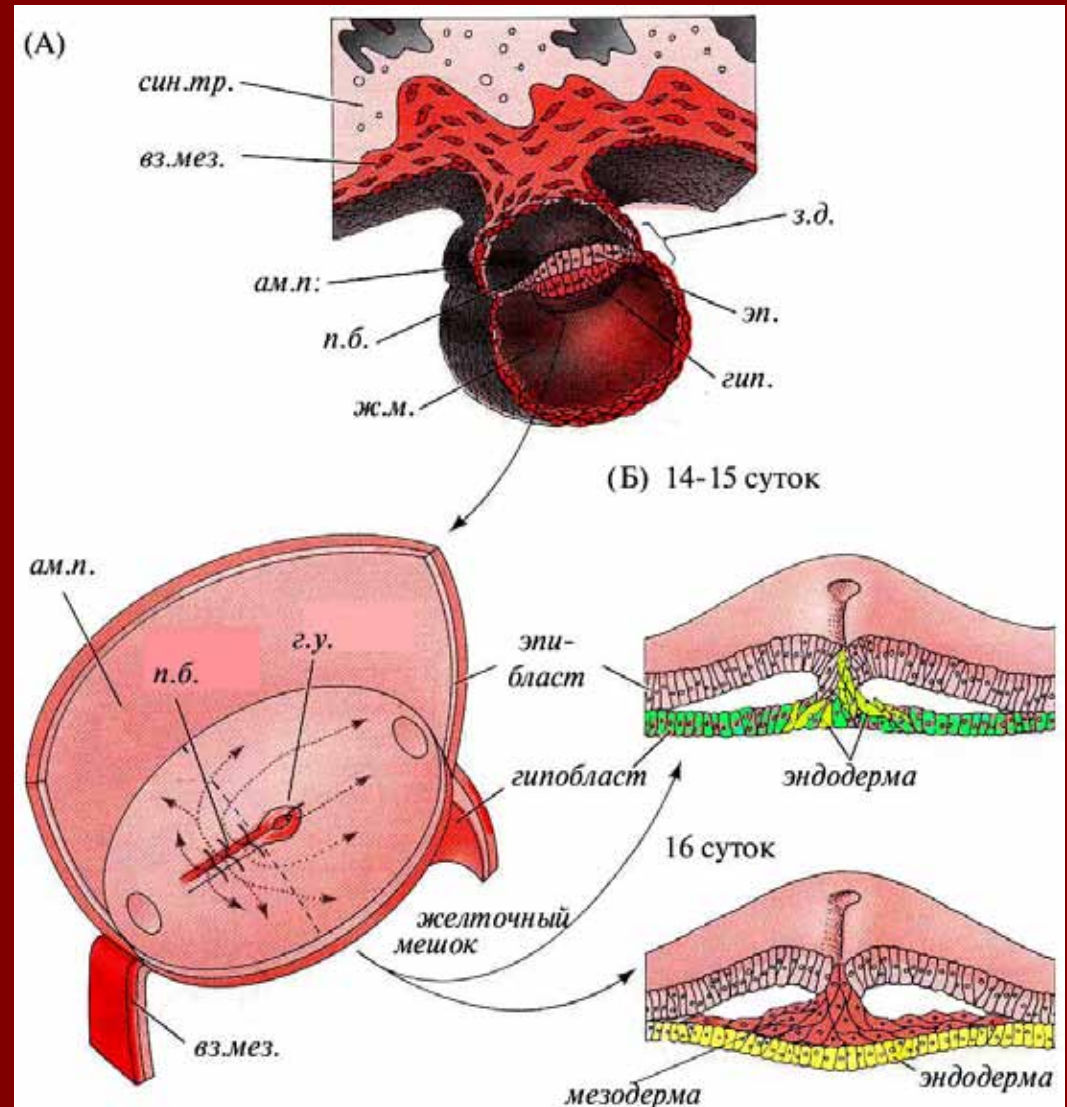
А



Б

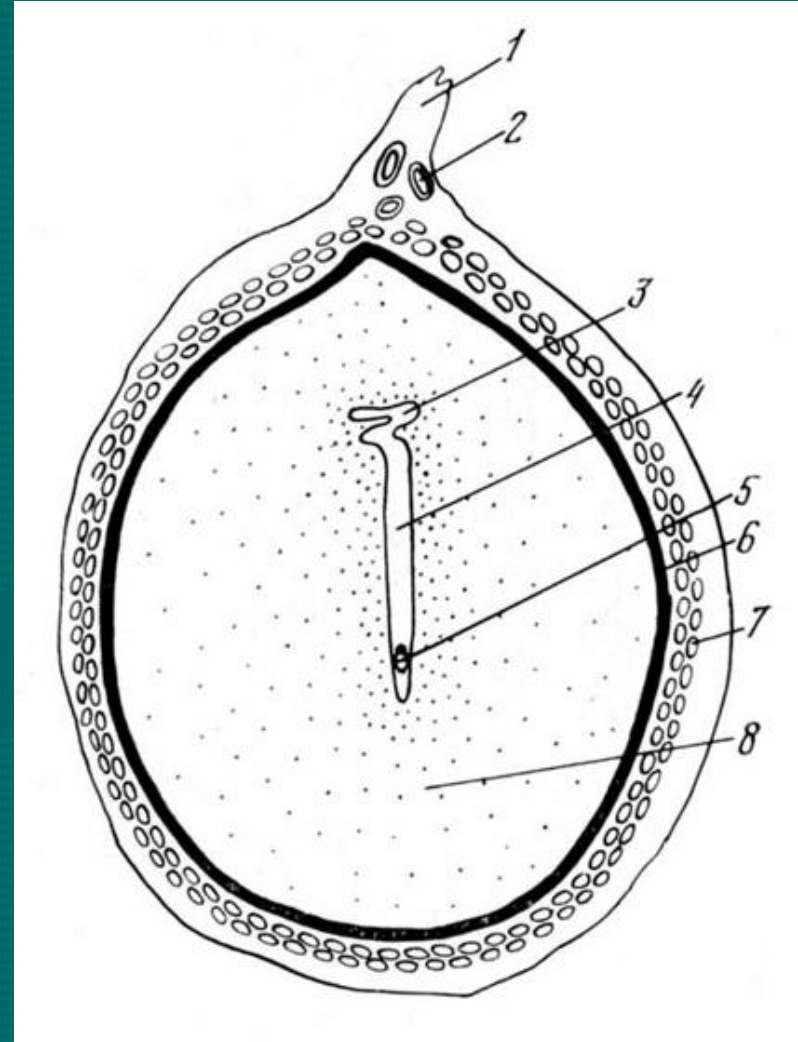
# Гастрюляция у эмбриона человека

- (А) Строение *концептуса* на 13-14 день беременности (сагиттальный разрез). (Б) Движения клеток эпибласта в первичной полоске и пространственная реконструкция строения концептуса (вид сверху, фрагмент стенки амниона удалён). На 14 и 15 сутки клетки энтодермы проникают в слой клеток гипобласта и оттесняют последние на периферию, где они образуют выстилку желточного мешка. На 16 сутки беременности выселяющиеся из эпибласта клетки образуют слой мезодермы (показано красным цветом)



# Развитие грызунов

- Эмбриональное развитие мышевидных грызунов совершается по общему для всех плацентарных млекопитающих сценарию, но геометрия зародышей ранних стадий отличается некоторым своеобразием в связи с тем, что развитие яйца совершается в узком дивертикуле матки, т.н. **крипте** (4), где ростовые процессы совершаются вдоль оси крипты



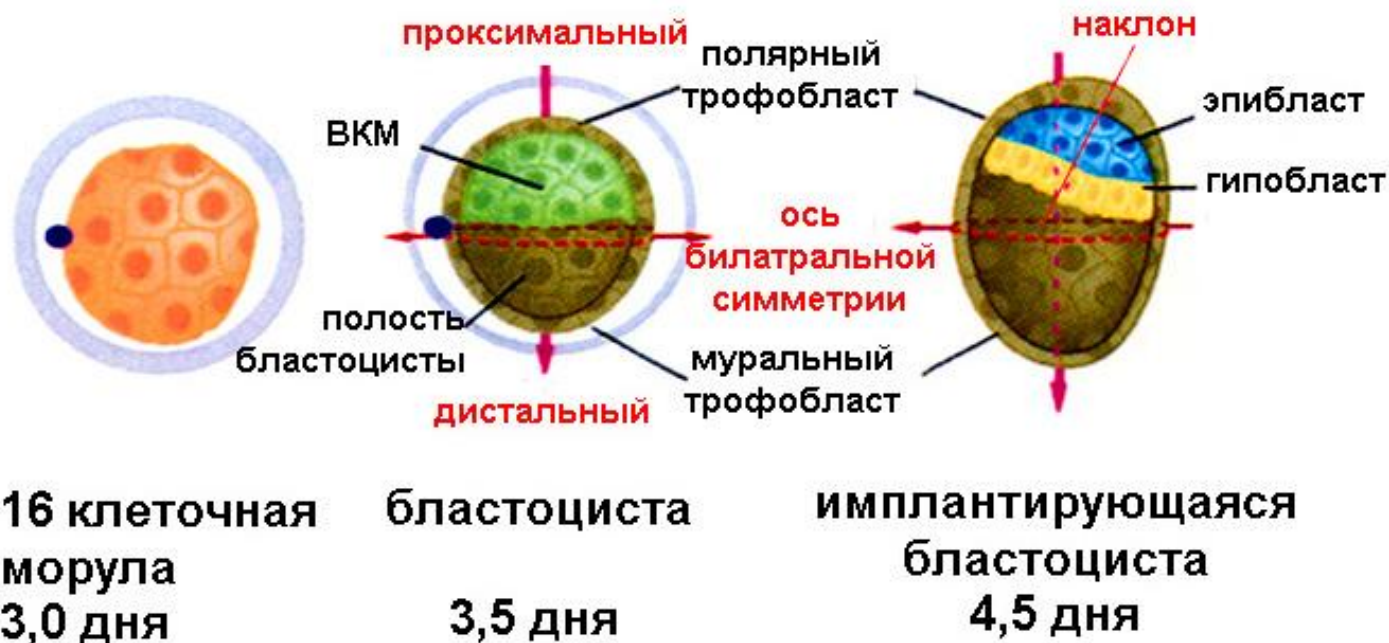
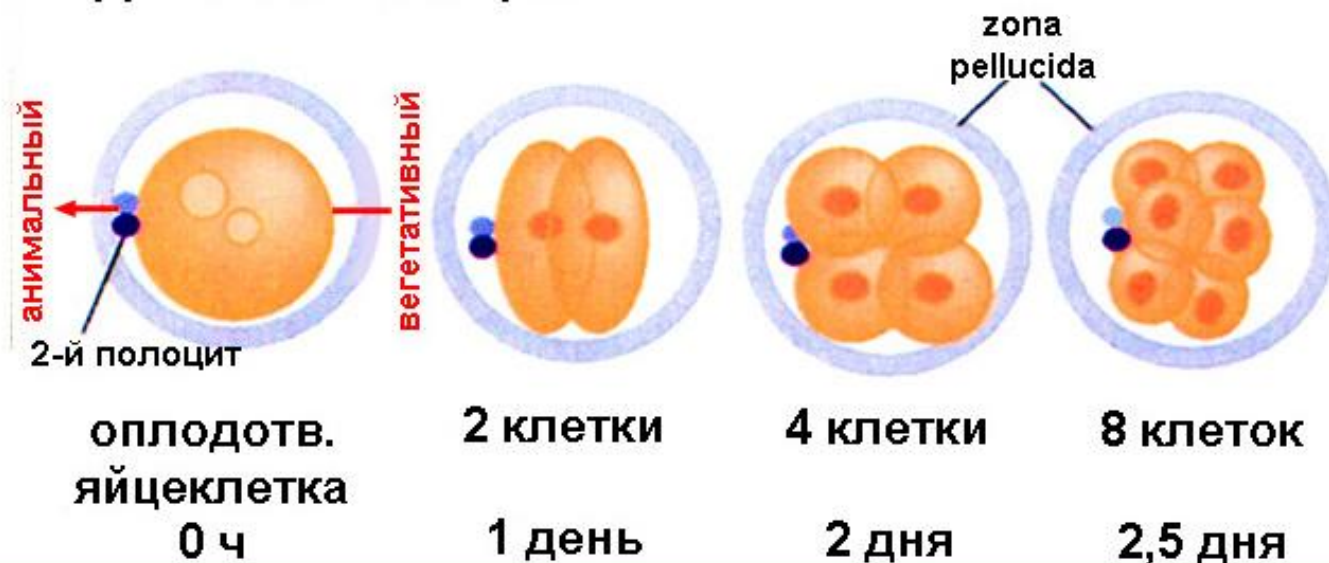


# Концептус крысы в крипте

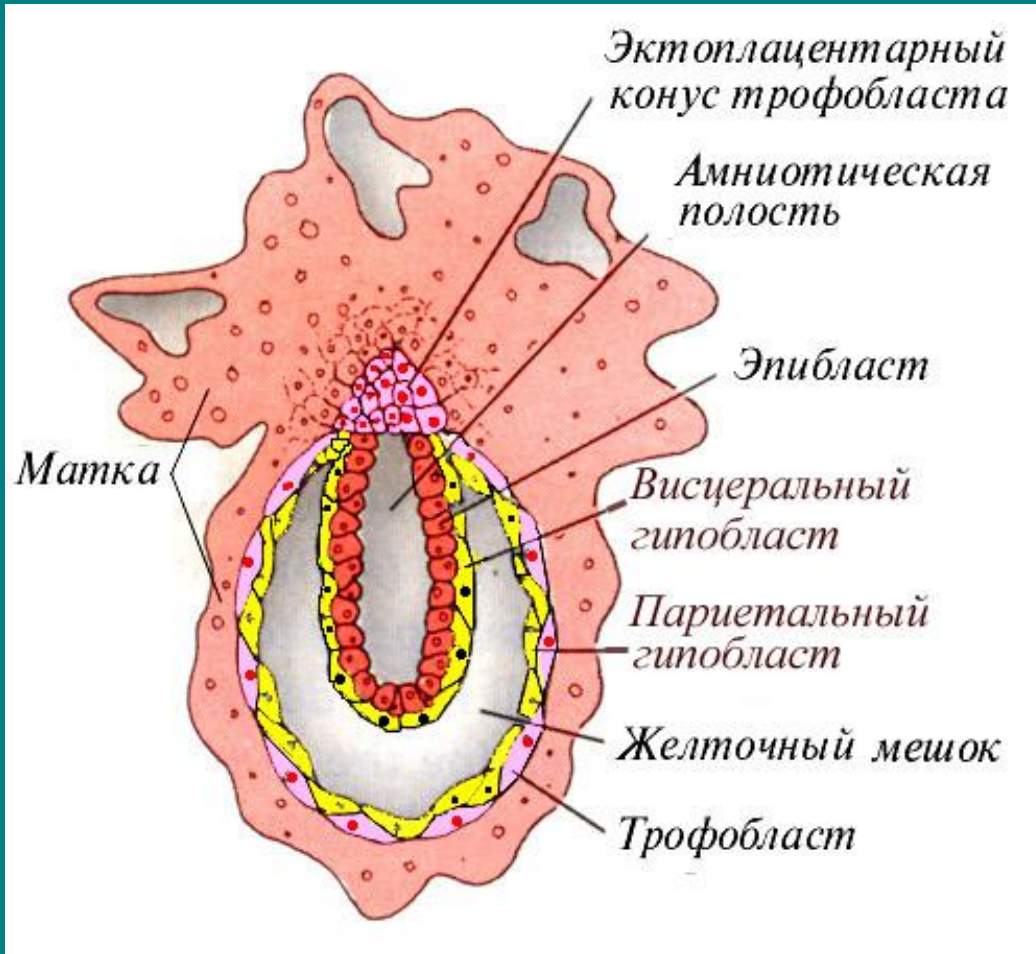


- На рисунке показан 6-суточный концептус крысы; отсутствует zona pellucida (начало имплантации). Произошло отделение и разрастание гипобласта

## до имплантации



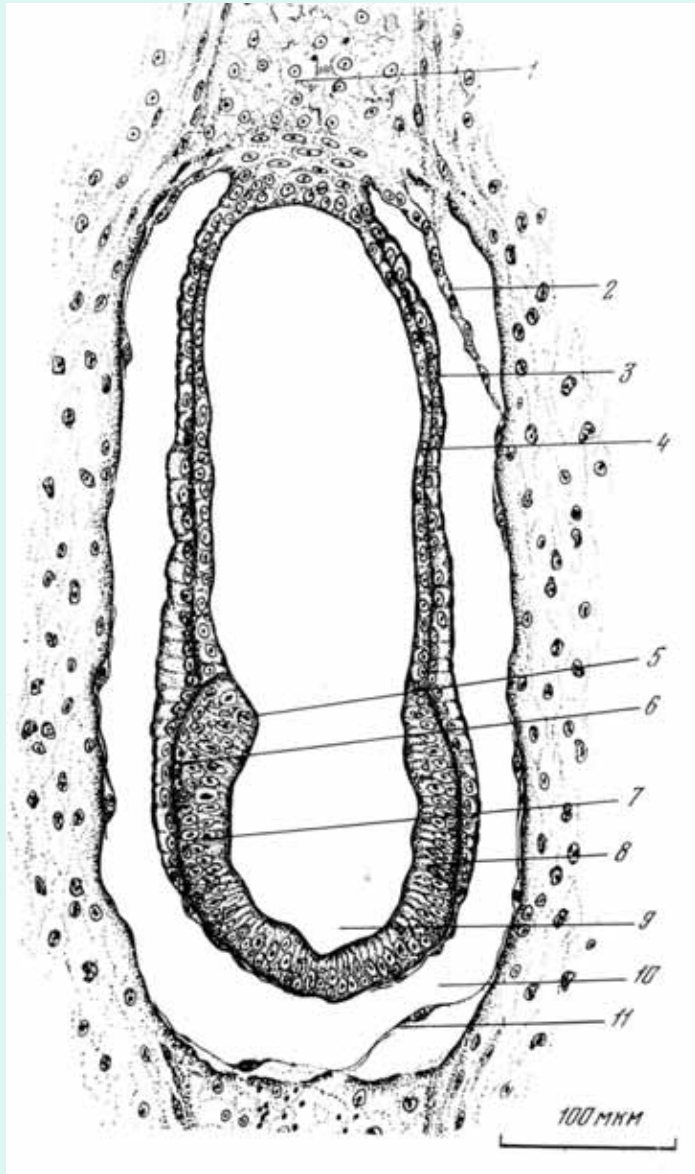
# Стадия яйцевого цилиндра мышцы



На схеме изображён концевтус мышцы на стадии «яйцевого цилиндра». В вытянутом параллельно оси крипты эпибласте образовалась амниотическая полость.

На месте своей наивысшей инвазивной активности трофобласт образует эктоплацентарный конус

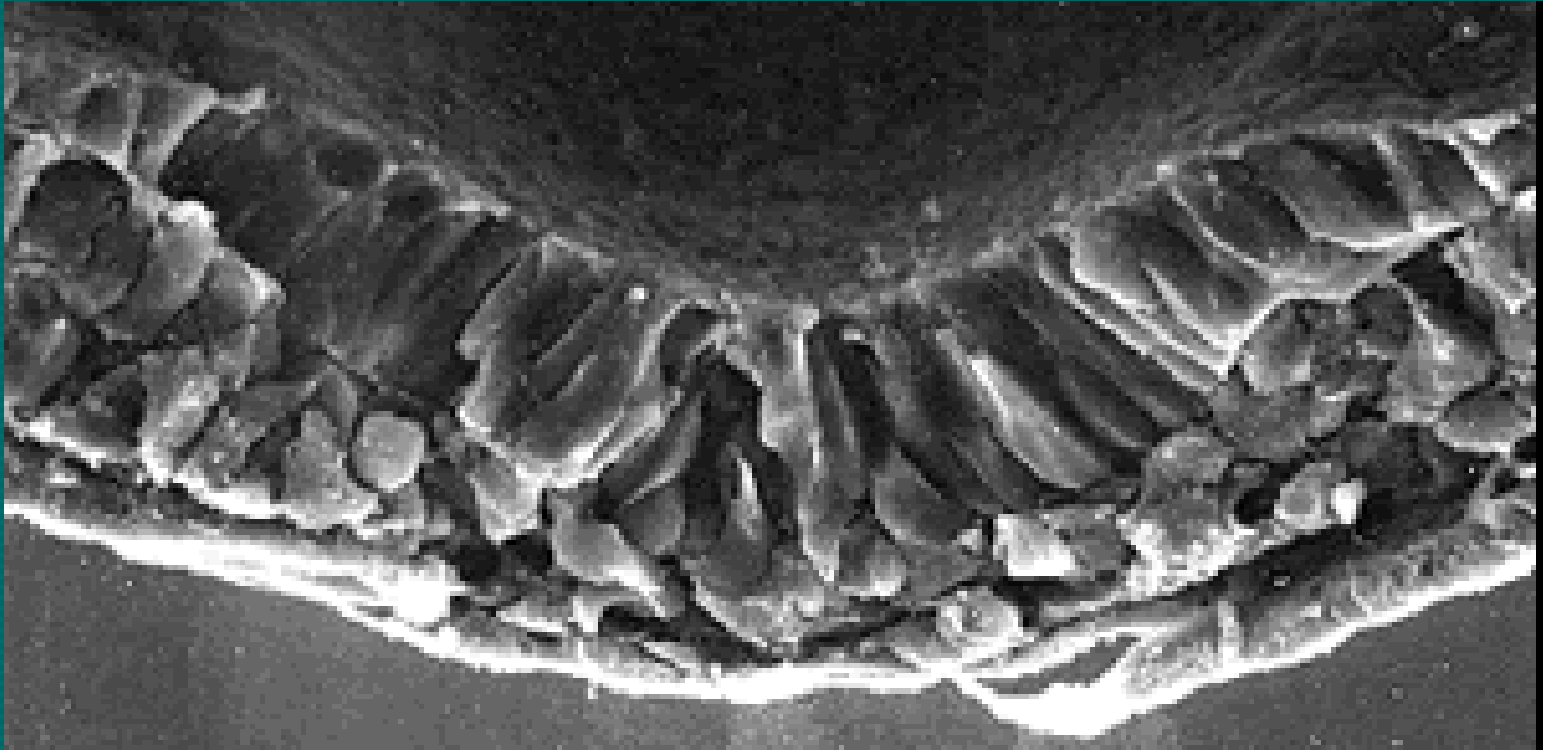
# Первичная полоска зародыша крысы



- Концептус крысы на 8-е сутки развития. Эпителий эпибласта выгнут и приобретает форму чаши или центрифужного стакана. Его клетки в одной точке на краю гомогенного эпителия претерпевают эпителио-мезенхимные превращения, начинают продуцировать мезодерму и формируют первичную полоску. Эта точка отмечает задний полюс будущего эмбриона.

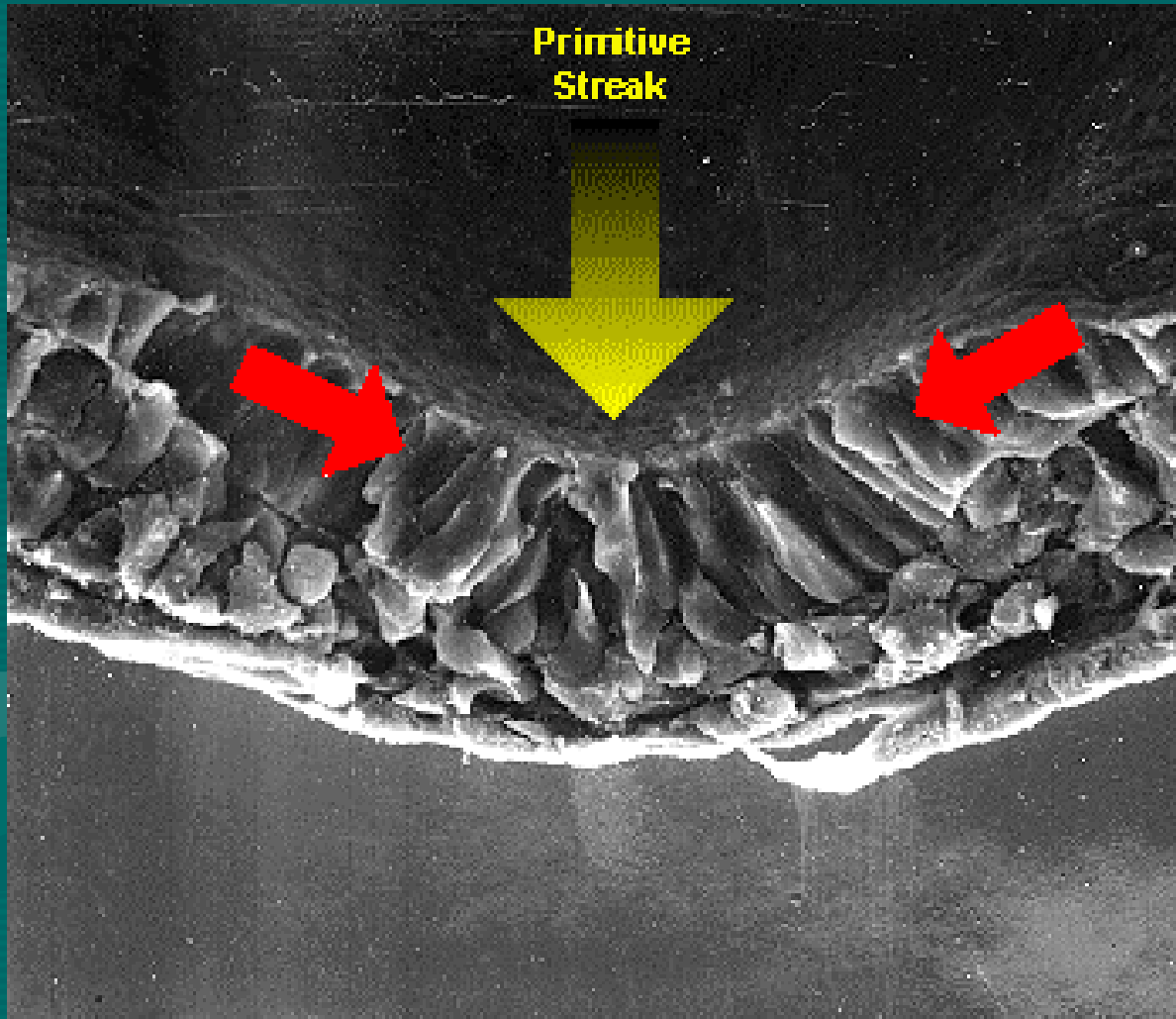


# Первичная полоска мышцы



- **7-суточный концептус мышцы** (поперечный срез через первичную полоску). Выселяющиеся из эпибласта в зоне первичной бороздки клетки устремляются вниз и колатерально. Как это происходит показано на следующем слайде

# Первичная полоска у зародыша МЫШИ

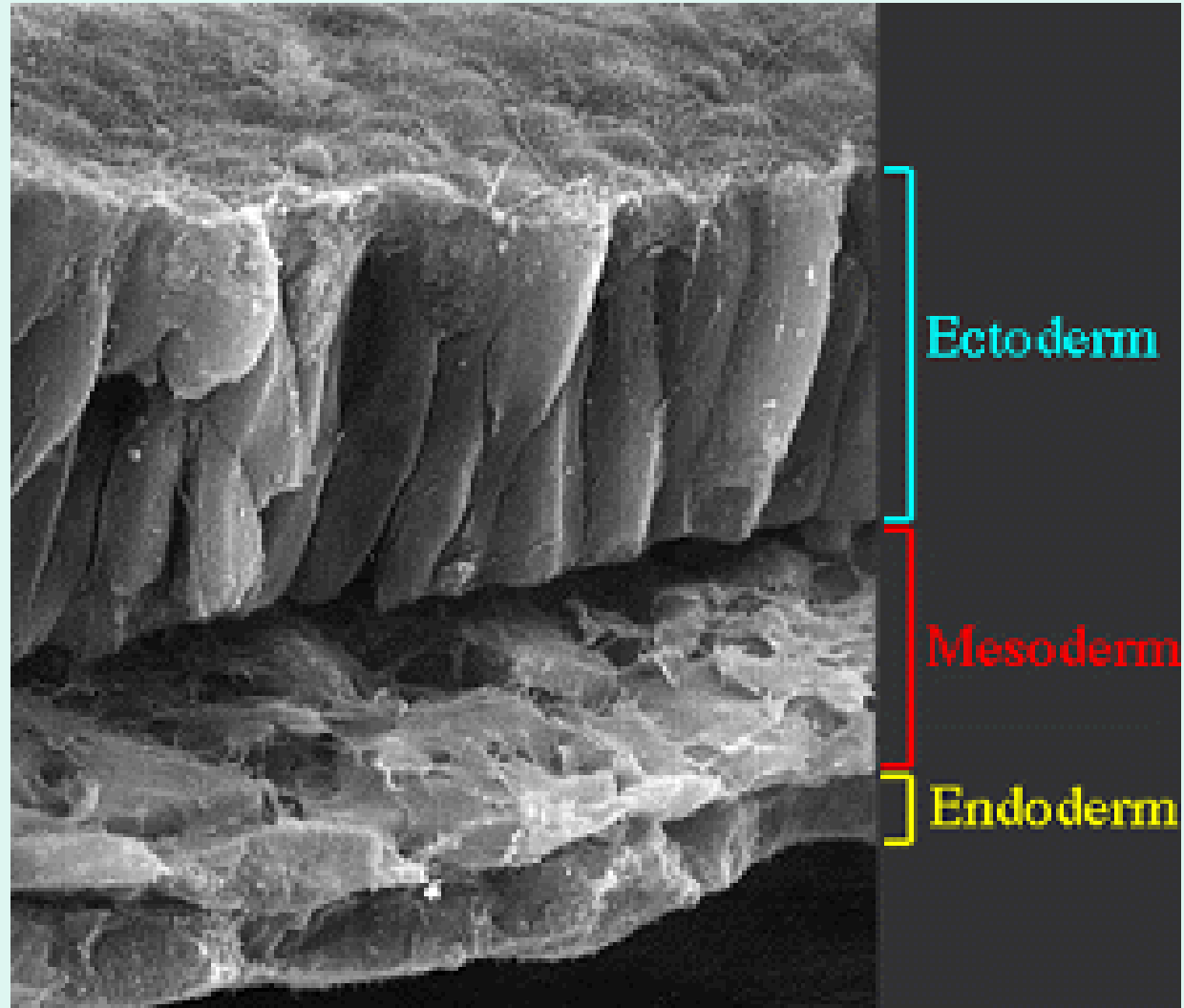


# Сагиттальный разрез зародыша МЫШИ



# Трёхслойный зародыш мыши

- В результате активности первичной полоски зародыш млекопитающего становится трёхслойным.
- В нём можно выявить эктодерму, мезодерму и энтодерму.



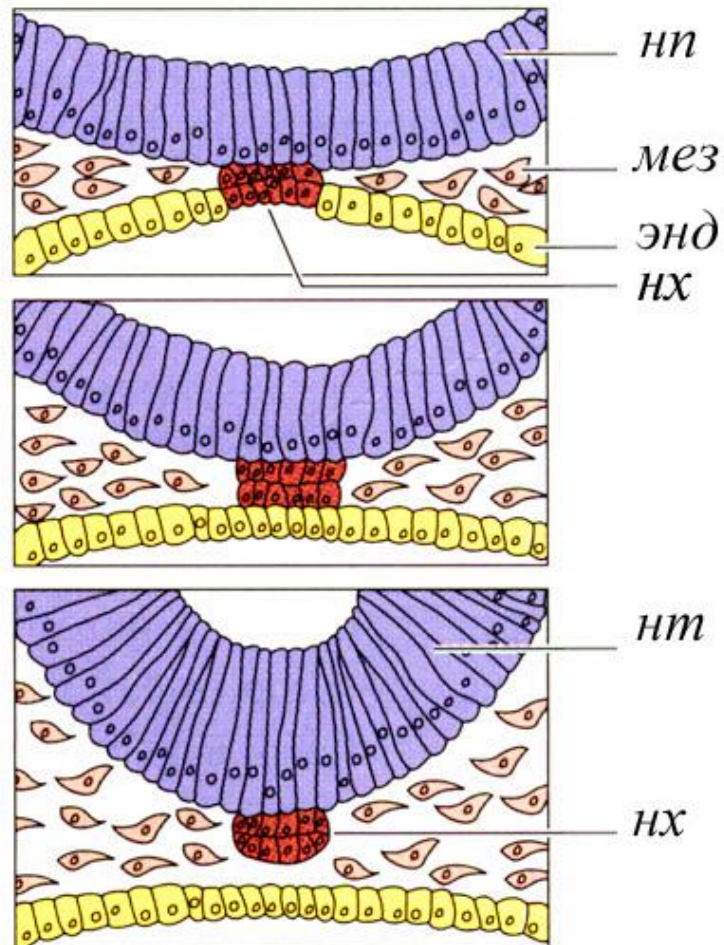


# Образование хорды у зародышей МЫШИ

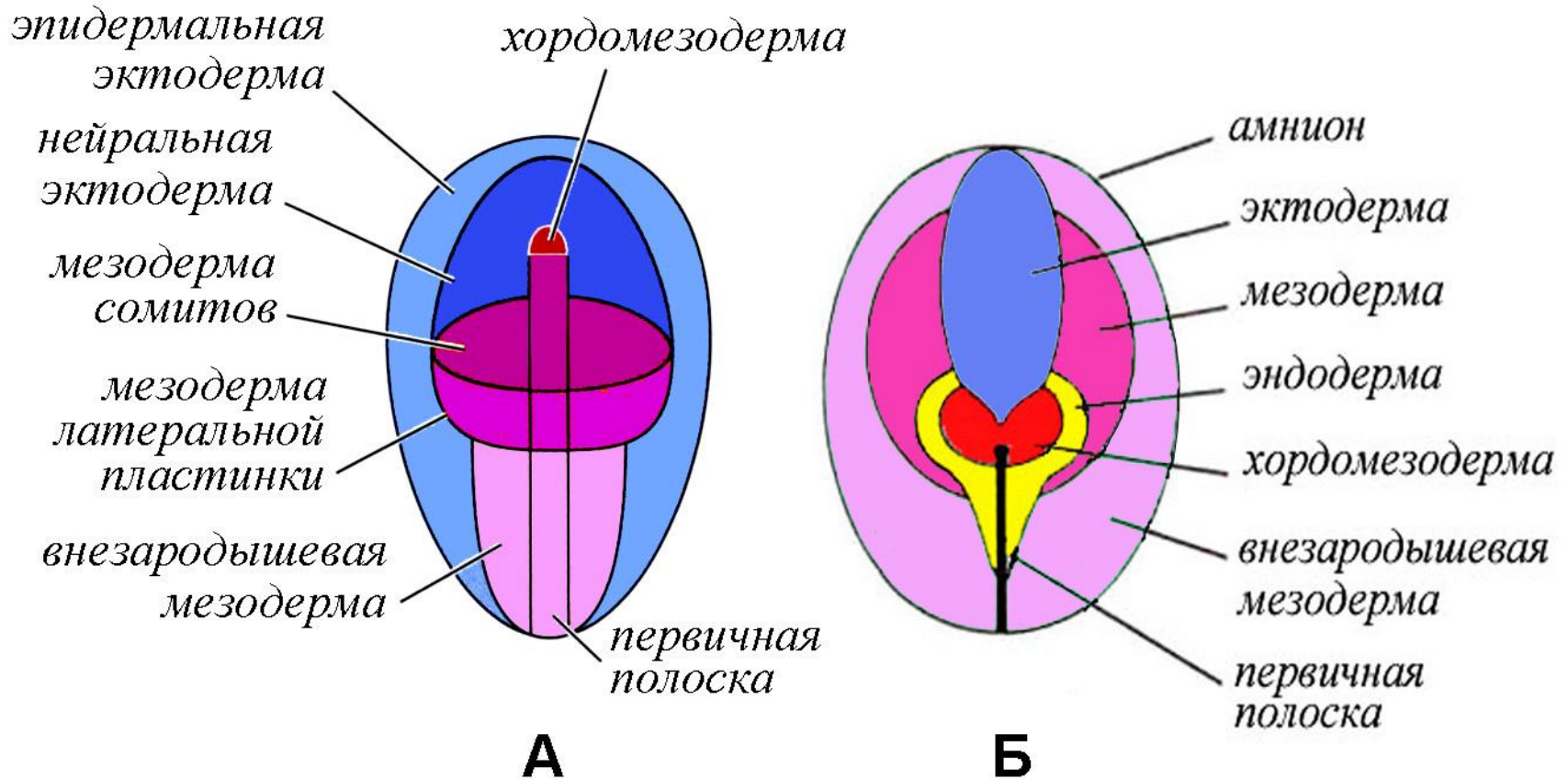
(А)



(Б)



# Карта презумптивных зачатков эпибласта зародышей курицы и мыши на стадии первичной полоски



Карта презумптивных зачатков 18-часового куриного эмбриона (А) и 7-дневного зародыша мыши (Б) на стадии ранней гастролы. На приведенной схеме зародышевый цилиндр мыши изображен распластанным и эпибласт представлен в виде плоской пластинки.

# Гаструляция у мыши

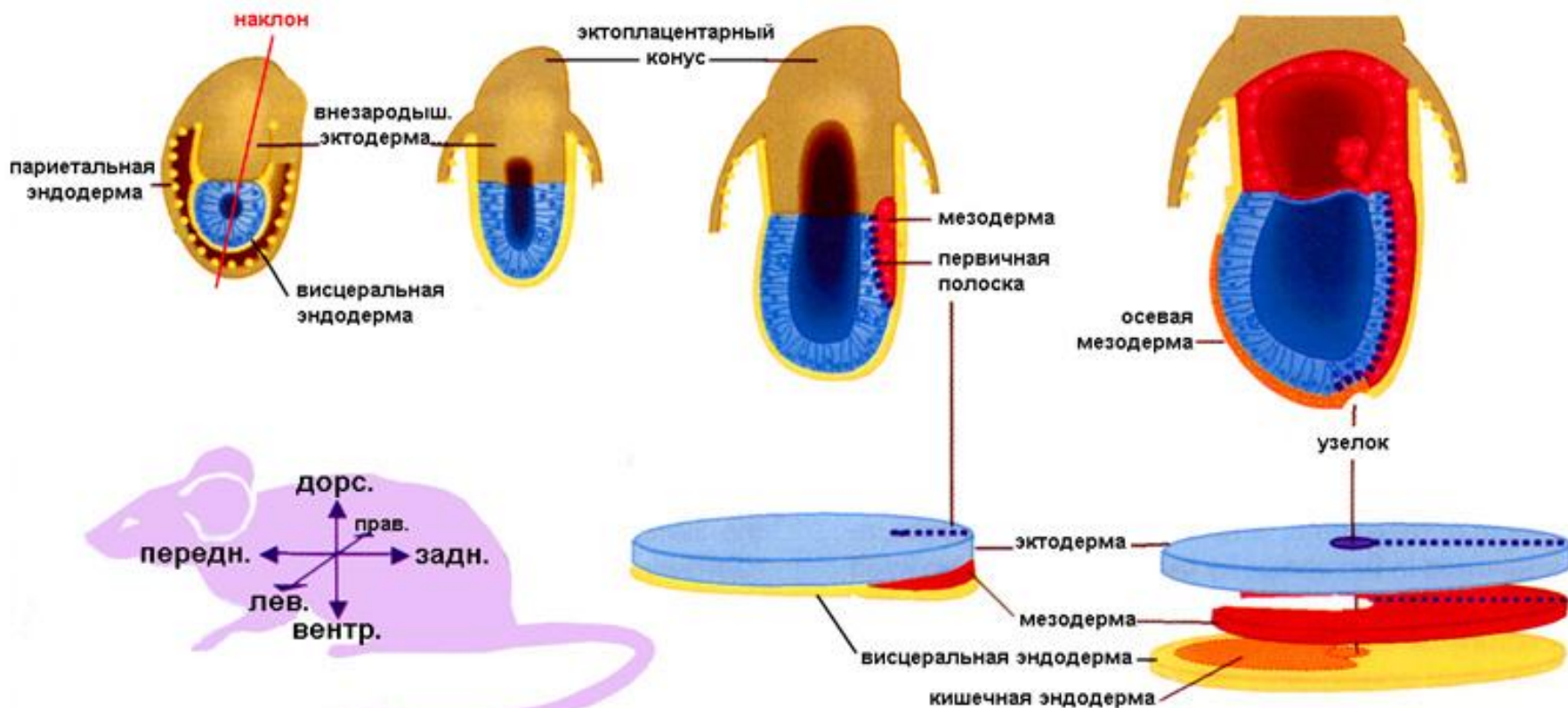
после имплантации

5,5 дней

6,0 дней

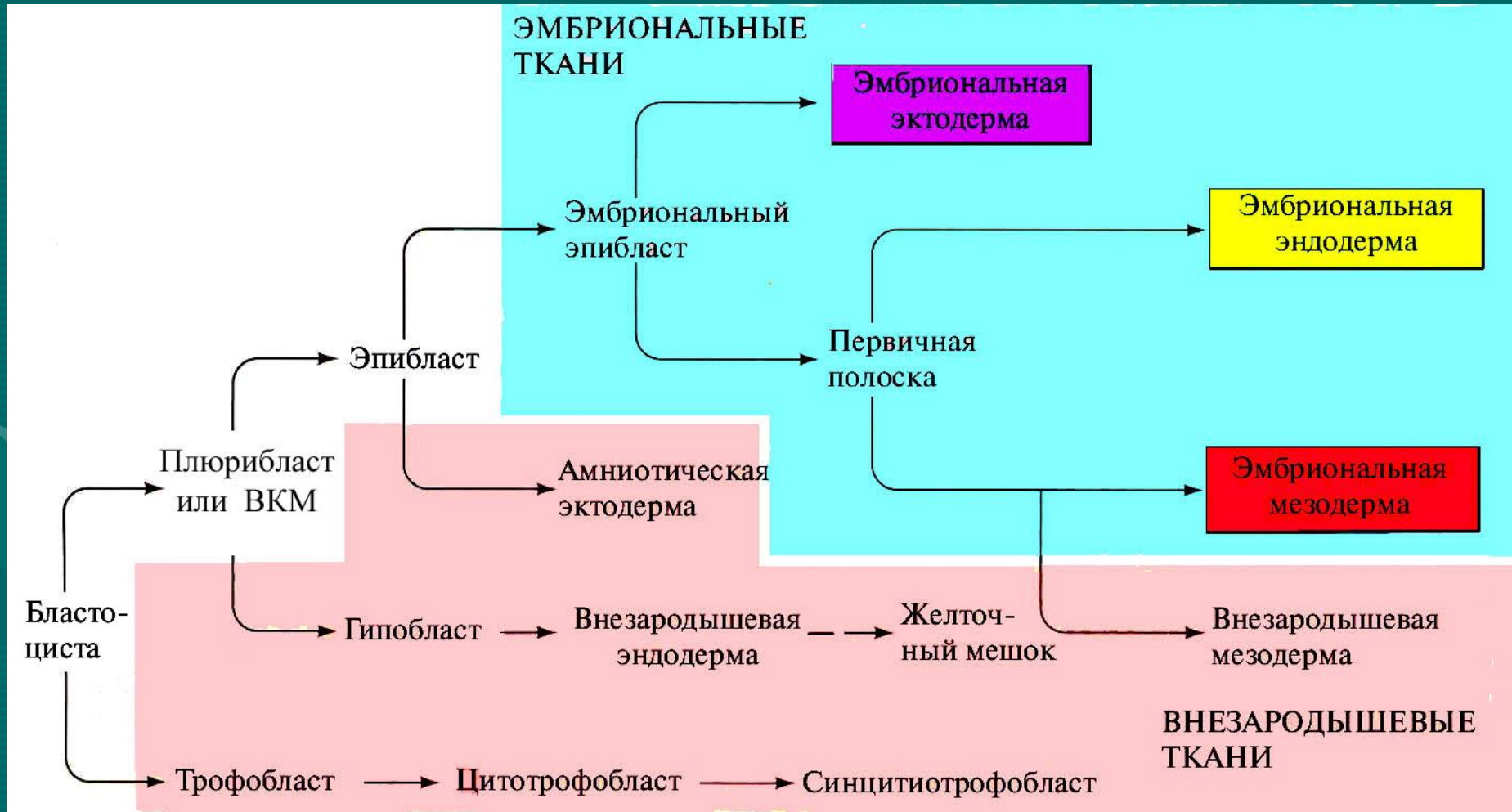
6,5 дней

7,5 дней





# Генеалогия зародышевых листков у Млекопитающих





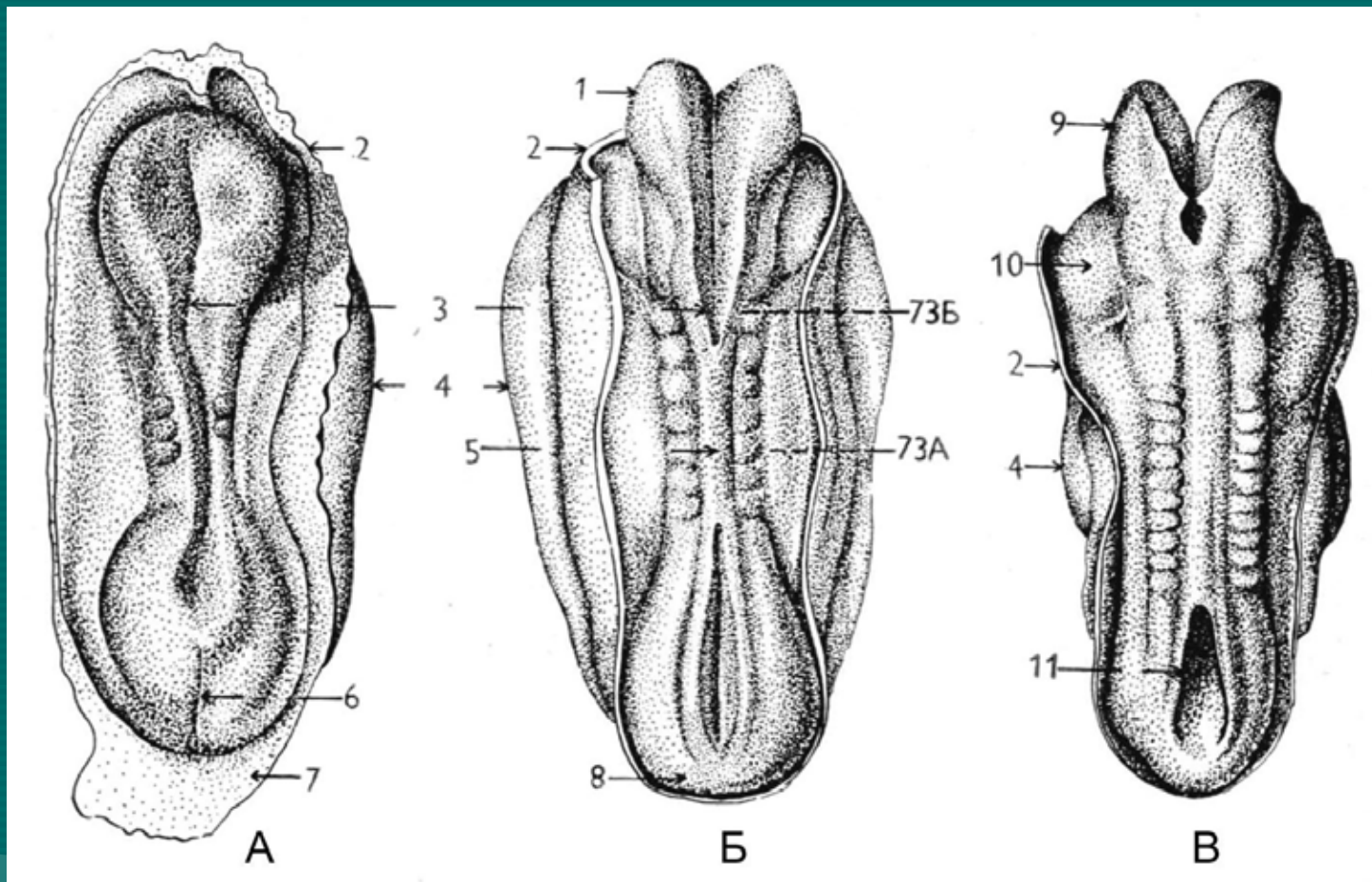
# Нотогенез в развитии млекопитающих



# Нотогенез у эмбрионов Млекопитающих

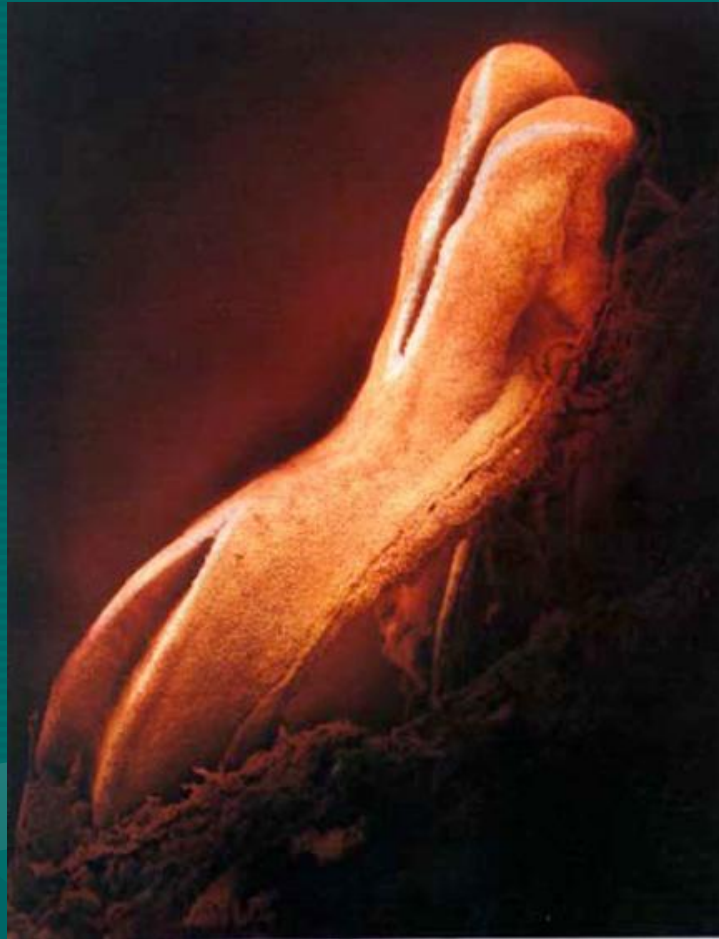
- Формирование осевого комплекса зачатков у Млекопитающих и у Птиц происходит сходным образом. Принято начинать рассмотрение нотогенеза с процесса нейруляции. Смыкание краёв нейральной пластинки, образование нейральной трубки и последующее опускание её под эктодерму раньше всего происходит в области, соответствующей будущему среднему мозгу, откуда распространяется в двух направлениях: каудальном и краниальном.

# Нотогенез в развитии человека в первые дни четвертой недели



А – 21-дневный эмбрион с тремя сомитами (1,4 мм); Б - 22-дневный эмбрион с семью сомитами; В – 23-дневный эмбрион с десятью сомитами. 1 – незамкнутый нейральный желобок на переднем конце тела; 2 – кромка удаленного амниона; 3 – незамкнутая нейральная трубка; 4 – желточный мешок; 5 – замкнутый участок нейрального желобка; 6 – первичная полоска; 8 – хвостовая почка; 10 – закладка перикарда; 11 – задний нейропор

# Нейруляция в развитии человека



Зародыш в возрасте 22-23 дней. Замыкание нейрального желобка начинается в центре тела и распространяется в переднем и заднем направлении. Хорошо видны массивные несомкнутые складки очень глубокого нейрального желобка.

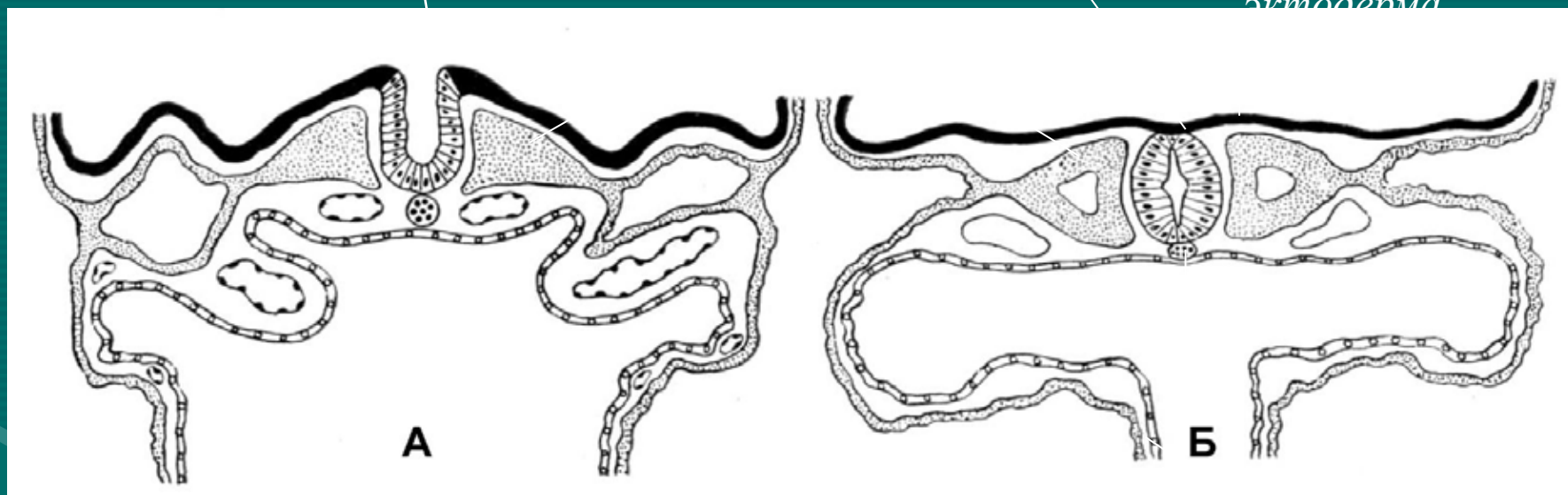


# Поперечные срезы на разном уровне тела 22-дневного зародыша человека

*нейральный желобок*

*нейральная трубка*

*эктодерма*



**А**

**Б**

*висцеральный слой мезодермы*

*энтодерма  
кишечника*

А – срез области эмбриона, где нейральный желобок ещё незамкнут в трубку; Б – срез в средней части тела с нейральной трубкой

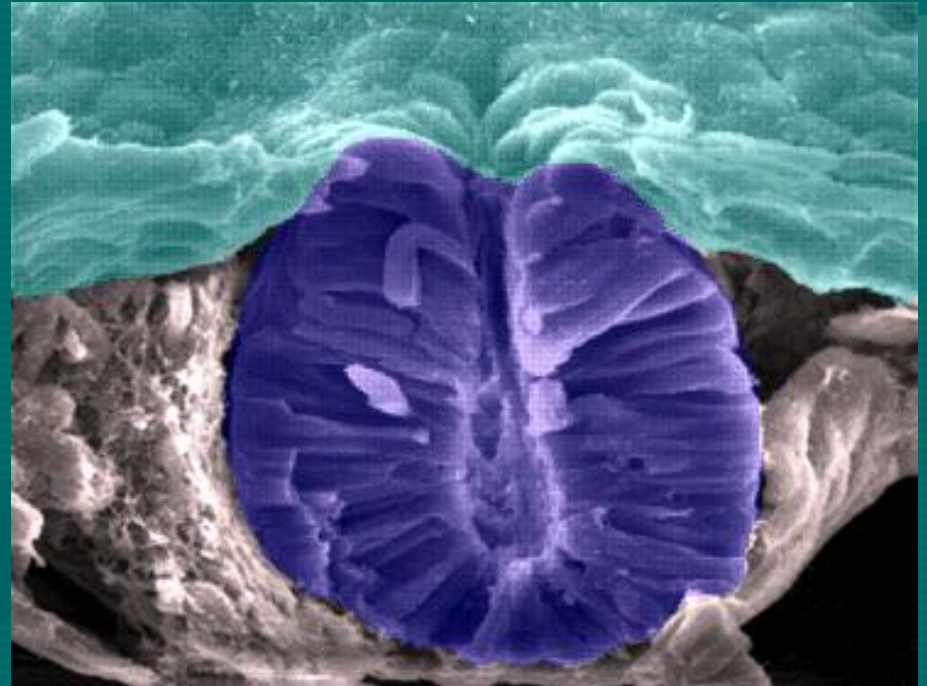
# Нотогенез у Млекопитающих



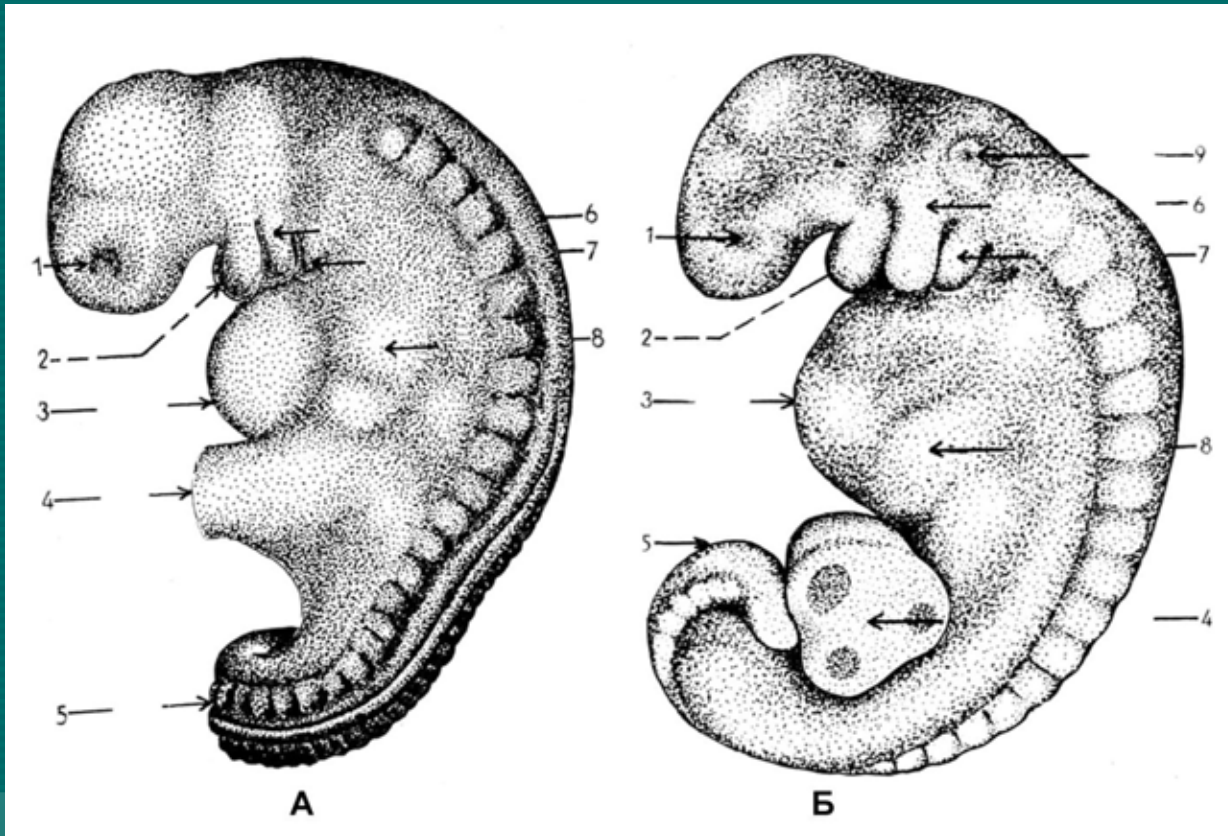
- 10-суточные зародыши мыши (сканирующий электронный микроскоп); слева – вид целого зародыша, справа – на фронтальном разрезе. Обращает на себя внимание высокий подъём нейральных складок, особенно в области переднего мозга.

# Нейруляция у зародышей Млекопитающих

- Зародыш мыши в возрасте 10 дней (СЭМ, поперечный срез через область заднего мозга). Погружение нейрального зачатка (синего цвета) под эктодерму (зелёного цвета). Справа и слева от нейральной трубки видны клетки головной мезенхимы.

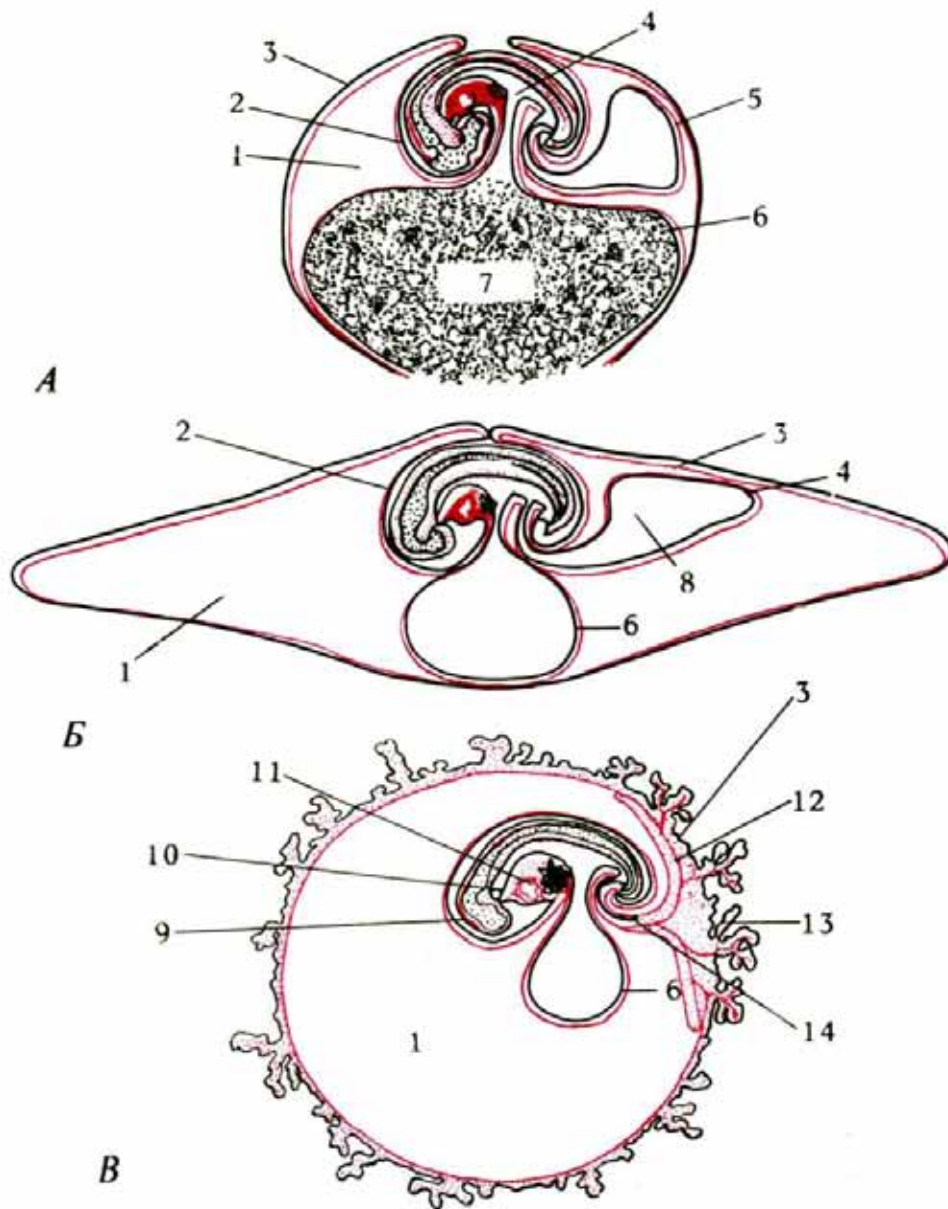


## Стадия «фарингулы» в развитии человека (последние дни четвертой недели)



А – зародыш с 25 парами сомитов около 3,5 мм длиной; Б – эмбрион с 30 парами сомитов около 4 мм длиной. 1 – закладка глазного бокала, 2 – первая жаберная дуга, 3 – выпячивание сердца, 4 – закладка пуповины, 5 – хвост, 6 – вторая жаберная дуга, 7 – третья жаберная дуга, 8 – выпячивание печени, 9 – слуховая плакода



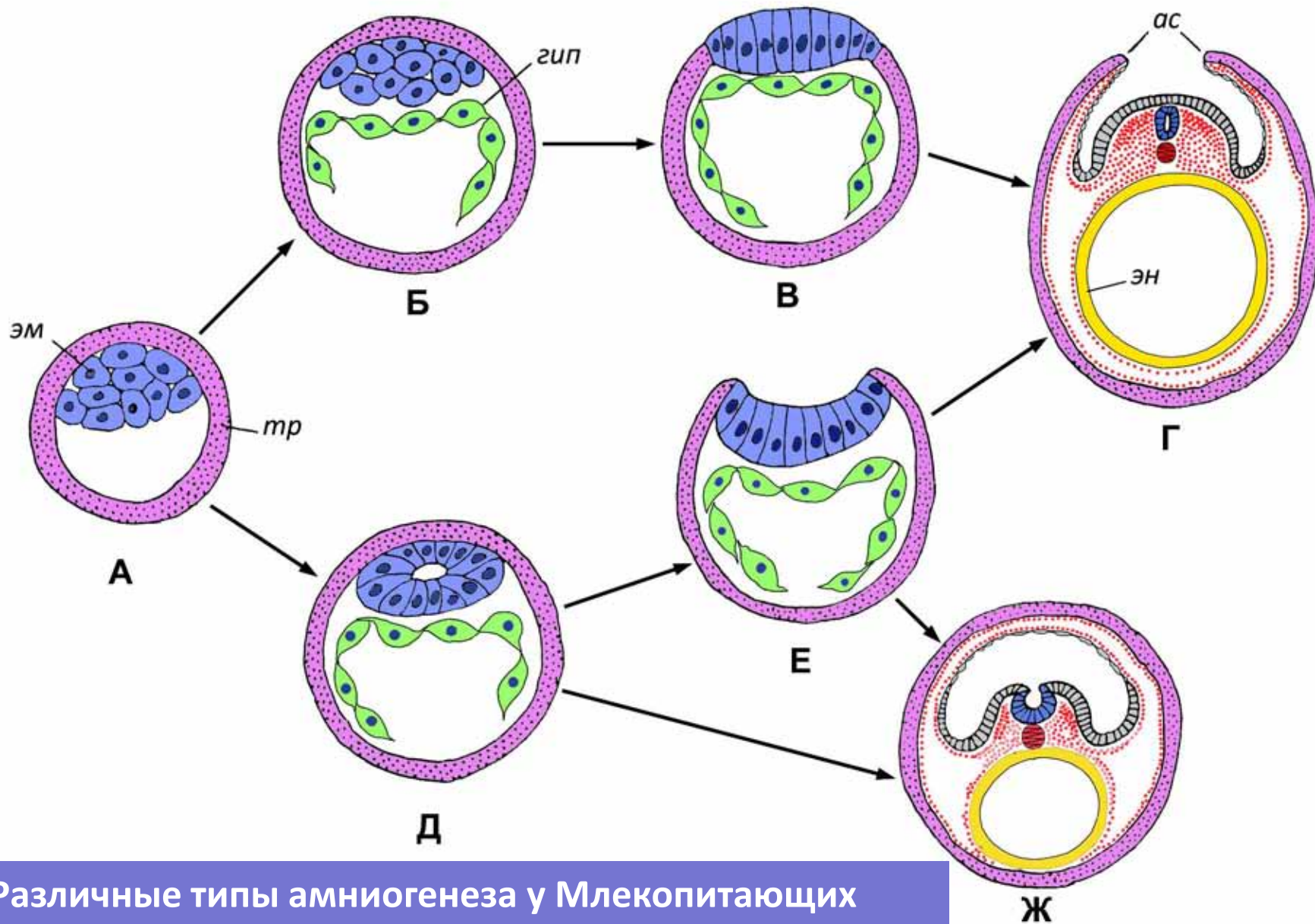


Ни отсутствие в желточном мешке желтка, ни редукция просвета в аллантаоисе не привели к существенным изменениям плана строения зародыша млекопитающих.

А. куриный зародыш.

Б. зародыш свиньи.

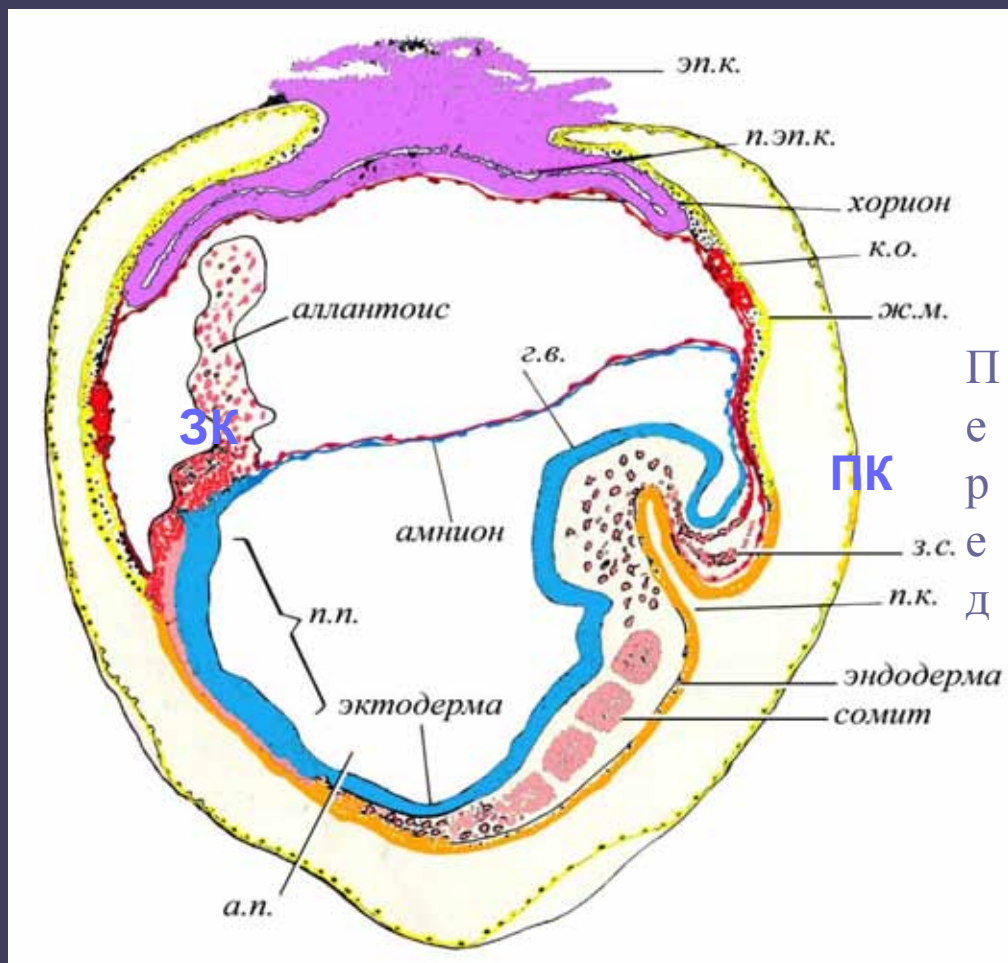
В. зародыш человека



## Различные типы амниогенеза у Млекопитающих

По Иванова-Казас (1995)

# Провизорные образования у зародыша крысы



П  
е  
р  
е  
д

Для плацентарных млекопитающих характерно значительно более раннее по сравнению с Зауропсидами формирование провизорных органов. На схеме сагиттального среза трехсомитного эмбриона крысы уже можно видеть *желточный мешок, амнион, хорион и аллантоис.*

# Аллантоис у зародыша мыши

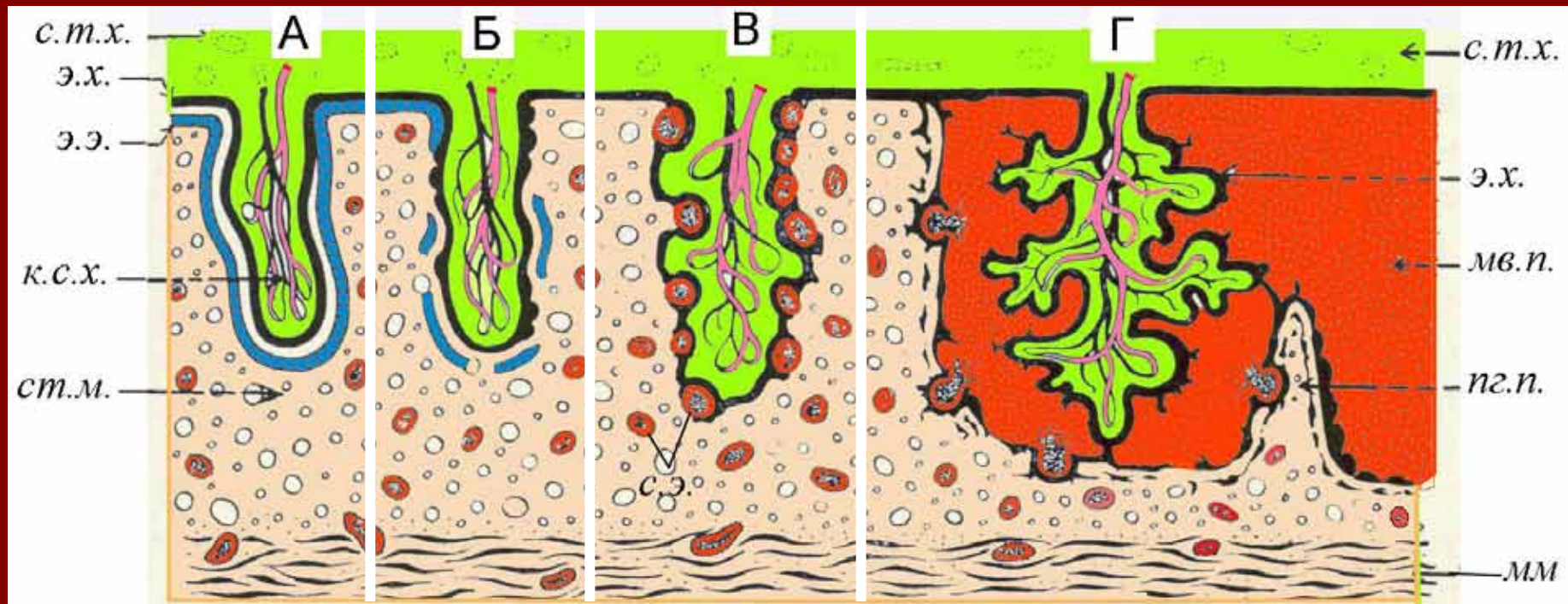
- На фото, выполненном с помощью сканирующего электронного микроскопа, показан продольный разрез зародыша, на несколько более ранней стадии головной складки. И здесь уже виден аллантаис (светлая стрелка) как мезодермальное разрастание области задней кишки. Красная стрелка показывает положение первичной полоски.



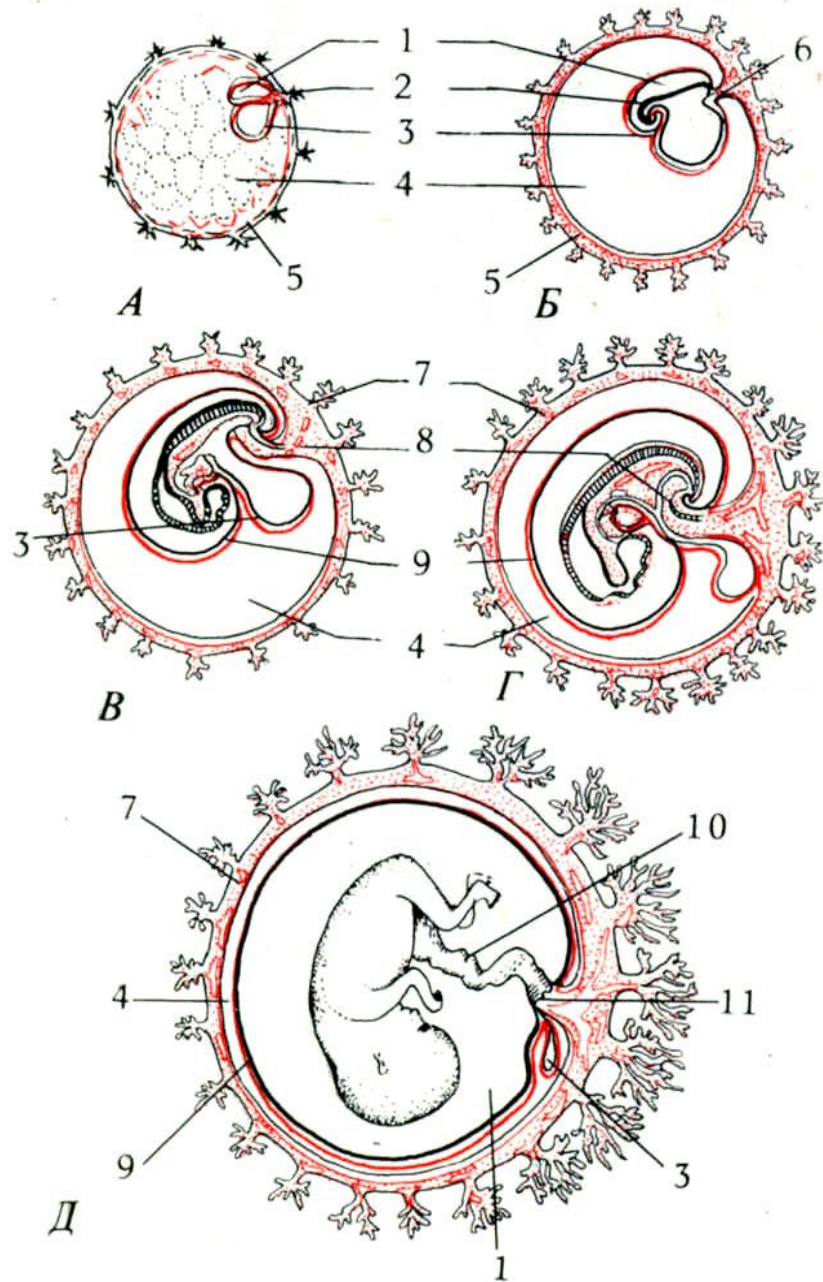


# Плацента млекопитающих

# Типы плацент по взаимосвязи кровеносных систем матери и плода



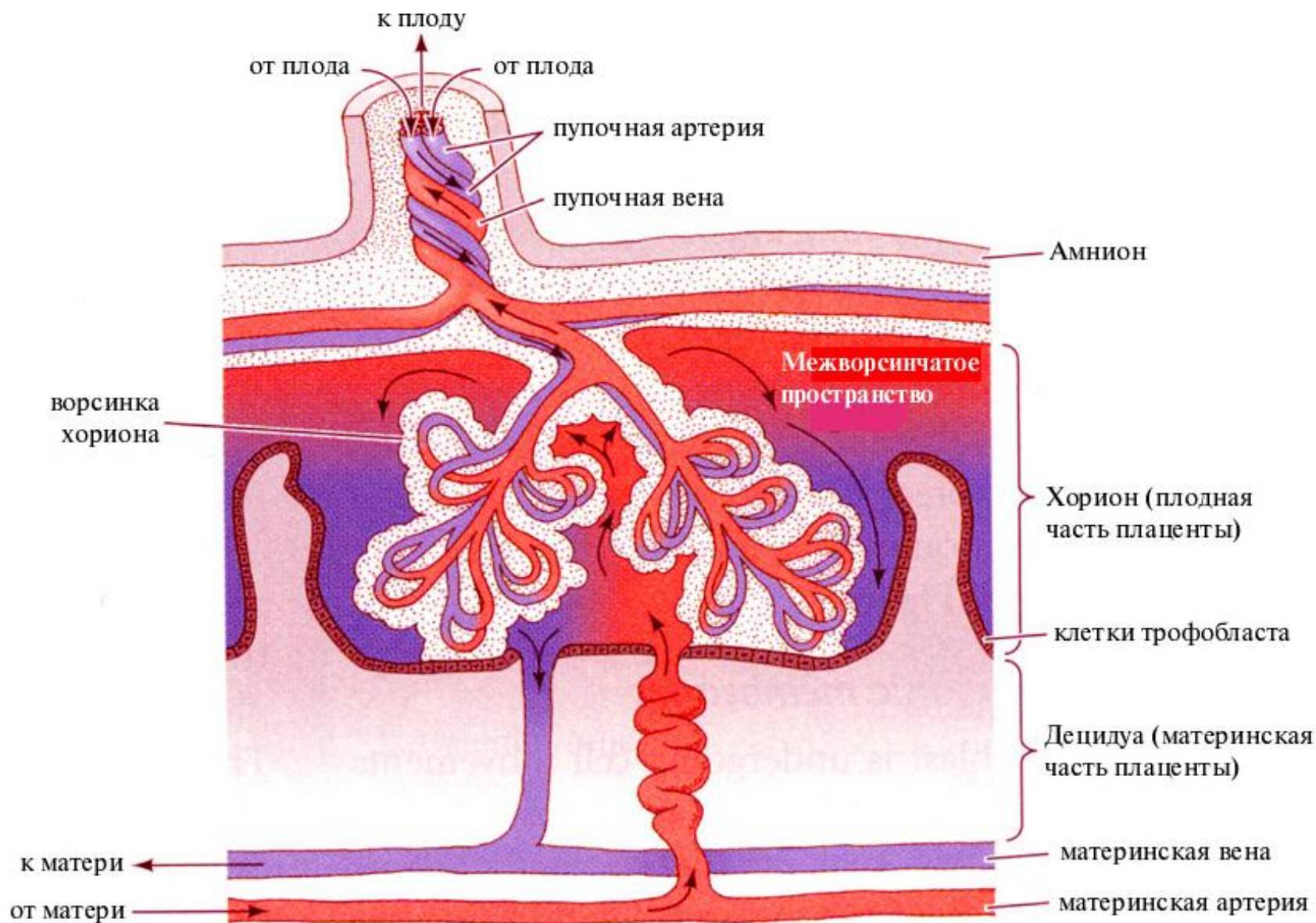
- А – эпителиохориальный тип; Б – синдесмохориальный тип; В – эндотелиохориальный тип; Г – гемохориальный тип



- **Связь между зародышем и зародышевыми оболочками**
- 1 – полость амниона; 2 – зародыш; 3 – желточный мешок; 4 – экзоцелом; 5 – трофэктодерма; 6 – ножка тела; 7 – хорион; 8 – аллантоис; 9 – амнион; 10 – пупочный канатик; 11 – пупочные (аллантоидные) сосуды



# Схема котиледона





# КОНЕЦ ПОКАЗА

автор презентации В.И Ефремов